



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



Это цифровая копия книги, хранящейся для потомков на библиотечных полках, прежде чем ее отсканировали сотрудники компании Google в рамках проекта, цель которого - сделать книги со всего мира доступными через Интернет.

Прошло достаточно много времени для того, чтобы срок действия авторских прав на эту книгу истек, и она перешла в свободный доступ. Книга переходит в свободный доступ, если на нее не были поданы авторские права или срок действия авторских прав истек. Переход книги в свободный доступ в разных странах осуществляется по-разному. Книги, перешедшие в свободный доступ, это наш ключ к прошлому, к богатствам истории и культуры, а также к знаниям, которые часто трудно найти.

В этом файле сохранятся все пометки, примечания и другие записи, существующие в оригинальном издании, как напоминание о том долгом пути, который книга прошла от издателя до библиотеки и в конечном итоге до Вас.

### Правила использования

Компания Google гордится тем, что сотрудничает с библиотеками, чтобы перевести книги, перешедшие в свободный доступ, в цифровой формат и сделать их широкодоступными. Книги, перешедшие в свободный доступ, принадлежат обществу, а мы лишь хранители этого достояния. Тем не менее, эти книги достаточно дорого стоят, поэтому, чтобы и в дальнейшем предоставлять этот ресурс, мы предприняли некоторые действия, предотвращающие коммерческое использование книг, в том числе установив технические ограничения на автоматические запросы.

Мы также просим Вас о следующем.

- Не используйте файлы в коммерческих целях.  
Мы разработали программу Поиск книг Google для всех пользователей, поэтому используйте эти файлы только в личных, некоммерческих целях.
- Не отправляйте автоматические запросы.  
Не отправляйте в систему Google автоматические запросы любого вида. Если Вы занимаетесь изучением систем машинного перевода, оптического распознавания символов или других областей, где доступ к большому количеству текста может оказаться полезным, свяжитесь с нами. Для этих целей мы рекомендуем использовать материалы, перешедшие в свободный доступ.
- Не удаляйте атрибуты Google.  
В каждом файле есть "водяной знак" Google. Он позволяет пользователям узнать об этом проекте и помогает им найти дополнительные материалы при помощи программы Поиск книг Google. Не удаляйте его.
- Делайте это законно.  
Независимо от того, что Вы используете, не забудьте проверить законность своих действий, за которые Вы несете полную ответственность. Не думайте, что если книга перешла в свободный доступ в США, то ее на этом основании могут использовать читатели из других стран. Условия для перехода книги в свободный доступ в разных странах различны, поэтому нет единых правил, позволяющих определить, можно ли в определенном случае использовать определенную книгу. Не думайте, что если книга появилась в Поиске книг Google, то ее можно использовать как угодно и где угодно. Наказание за нарушение авторских прав может быть очень серьезным.

### О программе Поиск книг Google

Миссия Google состоит в том, чтобы организовать мировую информацию и сделать ее всесторонне доступной и полезной. Программа Поиск книг Google помогает пользователям найти книги со всего мира, а авторам и издателям - новых читателей. Полнотекстовый поиск по этой книге можно выполнить на странице <http://books.google.com/>















*French translation (with 4 plates) of  
the chief parts of this Memoir in  
Archives de Biologie. II. 233.*

# ТРУДЫ

ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

при ИМПЕРАТОРСКОМЪ Казанскомъ Университетѣ.

Томъ VII. Вып. 3.

---

## ИСТОРИЯ РАЗВИТІЯ СТЕРЛЯДИ

(**ACIPENSER RUTHENUS**).

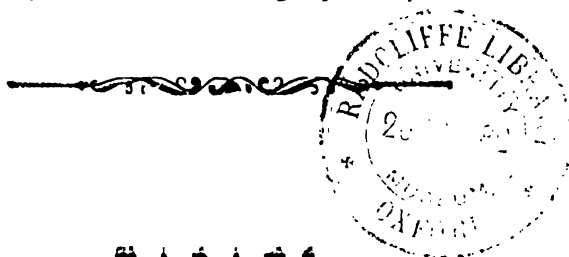
Проф. В. Заленского.

---

Ч А С Т Ъ I

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТІЕ

(съ IX таблицами рисунковъ).



КАЗАНЬ.

Типографія Императорскаго Университета.

1878.

21

Печатано по опредѣленію Общества Естествоиспытателей при Император-  
скомъ Казанскомъ Университетѣ.

Вице-Президентъ Общества А. Штукенбергъ.

Подъ редакціей секретаря Общества В. И. Сорокина.



## ОГЛАВЛЕНИЕ 1-й ЧАСТИ.

Введение . . . . .	I—III
	<i>стр.</i>
Глава I. Развитие яйца въ яичникѣ . . . . .	1
— II. Зрѣлое яйцо . . . . .	18
— III. Оплодотвореніе и сегментація . . . . .	31
— IV. Образованіе зародышевыхъ листовъ и первичной пищеварительной полости . . . . .	85
— V. Развитие наружныхъ и внутреннихъ органовъ до вылупленія зародыша изъ яйца . . . . .	116

---

1

2

3

4

5

## ВВЕДЕНІЕ.

Положеніе ганоидъ въ системѣ рыбъ и сильное развитіе ихъ въ прежнія геологическія эпохи придаютъ этому порядку рыбъ особенный морфологическій интересъ. Ограниченное распространеніе этого порядка служитъ, однако, причиною того, что представители его, сравнительно съ другими рыбами, изучены весьма мало какъ въ анатомическомъ, такъ и въ эмбриологическомъ отношеніи.

Относительно исторіи развитія ганоидъ существуетъ въ литературѣ единственное только изслѣдованіе, которое принадлежитъ Ковалевскому, Овсянникову и Вагнеру<sup>(1)</sup> и которое, къ сожалѣнію, до сихъ поръ извѣстно въ видѣ предварительнаго сообщенія. Несмотря на чрезвычайную сжатость, предварительное сообщеніе упомянутыхъ ученыхъ заключаетъ въ себѣ много важныхъ эмбриологическихъ фактовъ, проливающихъ свѣтъ на отношеніе ганоидъ къ другимъ рыбамъ и другимъ классамъ позвоночныхъ животныхъ. Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ констатировали полную сегментацию желтка стерлядей и указали на аналогію этого процесса и образованія первичной пищеварительной полости у стерлядей съ амфибіями и циклостомами. Этими же учеными было описано въ краткихъ словахъ образованіе зачатковъ нѣкоторыхъ органовъ (органовъ кровообращенія, Вольфовыхъ

---

<sup>(1)</sup> A. Kowalsky, Ph. Owsjannikow und N. Wagner. Die Entwicklungsgeschichte des Störe. Vorl. Mittheilung въ *Melang. biol.* Bd. VII стр. 171—183.

баваловъ, первой системы и проч). Краткость изложенія предварительнаго сообщенія не позволяетъ вдаваться здѣсь въ подробности результатовъ, добытыхъ упоминаемыми наблюдателями, такъ какъ въ противномъ случаѣ пришлось бы дѣлать только сухой перечень эмбриологическихъ фактовъ. При описаніи различныхъ процессовъ развитія мною будутъ приняты во вниманіе и изложены подробные результаты ихъ наблюденій. Я ограничусь здѣсь только указаніемъ на то, что открытая Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ полвая сегментация, и главнымъ образомъ способъ образованія первичной пищеварительной полости, представляетъ чрезвычайно важное морфологическое явленіе, указывающее на связь между миногами, стерлядьми и амфибіями,—связь, которая должна имѣть конечно значеніе въ филогенетическомъ отношеніи.

Кромѣ этихъ важныхъ вопросовъ, возникающихъ вслѣдствіе исключительнаго положенія ганонды въ системѣ, эмбриологія стерлядей, какъ и эмбриологія всѣхъ другихъ животныхъ, предлагаетъ много общихъ вопросовъ, касающихся общихъ эмбриональных явленій, къ которымъ принадлежатъ процессъ оплодотворенія, сегментации и образованія зародышевыхъ листовъ. Наблюденія, сдѣланныя въ послѣднее время надъ процессомъ оплодотворенія яйца, образованіемъ перваго сегментаціоннаго ядра и проч., на столько подвинули наши свѣденія въ этой области и открыли такъ много въ высшей степени важныхъ и интересныхъ фактовъ, что всякое новое эмбриологическое изслѣдованіе должно имѣть одною изъ главныхъ своихъ задачъ—основательное изученіе именно этихъ первыхъ процессовъ развитія яйца. Тоже самое можно сказать относительно сегментации и образованія зародышевыхъ листовъ.

Находясь въ довольно благопріятныхъ условіяхъ относительно добыванія матеріала для изученія исторіи развитія стерлядей, я поставилъ себѣ задачею изслѣдовать возможно подробно развитіе этой интересной ганоиды. Благодаря содѣйствію здѣшняго Общества Естествоиспытателей, которое въ продолженіи нѣсколькихъ лѣтъ давало денежныя пособія для собиранія матеріала, и содѣйствію Эммануила Даниловича Пельцама, который на мѣстѣ (въ Симбирскѣ) производилъ искусственное оплодотвореніе и доставлялъ лишь матеріалъ частію въ свѣжемъ состояніи, частію сохраннымъ въ консервативныхъ жидкостяхъ, — я имѣлъ возможность изслѣдовать большое количество стадій развитія стерляди и довести свои изслѣдованія до того момента, когда большая часть органовъ развилась.

Исторія развитія стерляди можетъ быть удобно раздѣлена на два періода: эмбриональный и пост-эмбриональный. Первый составляетъ предметъ 1-й части этого сочиненія, второй, вмѣстѣ съ дефинитивнымъ развитіемъ органовъ, будетъ описанъ во 2-й части.

---





## Г Л А В А I.

### РАЗВИТІЕ ЯЙЦА ВЪ ЯИЧНИКЪ.

Яичники стерлядей заключаютъ, смотря по ихъ величинѣ и по возрасту самки, яйца на различныхъ стадіяхъ развитія; но, какъ и у костистыхъ рыбъ <sup>(1)</sup> и у амфибій, въ яичникахъ стерлядей невозможно наблюдать, всѣ стадіи развитія яйца—заразъ. Это обстоятельство, крайне неудобное для изслѣдованія исторіи развитія яицъ, зависитъ по всей вѣроятности отъ того, что яйцо проходитъ различныя стадіи своего развитія въ яичникѣ неодинаковое время. Извѣстно, что черезъ нѣсколько мѣсяцевъ послѣ перестованія стерлядь уже имѣетъ въ яичникахъ почти зрѣлыя яйца <sup>(2)</sup>; тотчасъ же послѣ перестованія яички являются въ видѣ маленькихъ бѣловатыхъ зернышекъ т. е. находятся въ вполнѣ неразвитомъ состояніи. Слѣдовательно, всѣ процессы развитія маленькихъ бѣловатыхъ яичекъ стерляди въ большія зрѣлыя яйца, процессы, которыя заключаются въ образованіи желтка, въ исчезаніи зародышеваго пятнышка, образованіи оболочки и проч. совершаются въ сравнительно весьма короткій промежутокъ времени. Впродолженіи всего остальнаго времени т. е. отъ начала лѣта, когда начинается обрат-

---

<sup>(1)</sup> *His Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung der Knochenfische.*

<sup>(2)</sup> *Сабанпеевъ Рыбы Россіи стр. 577.*

ный ходъ стерляди въ низовьямъ рѣкъ, до времени перестованія будущаго года, дѣятельность яичника должна заключаться въ окончательномъ развитіи яичекъ созрѣвающихъ во время „нагула“ (т. е. тотчасъ же послѣ перестованія) и въ образованіи новыхъ яичекъ, которыя созрѣютъ только въ слѣдующемъ году. Образованіе новыхъ яичекъ, т. е. самыя молодыя стадіи развитія яйца, можно находить во всякихъ яичникахъ, начиная съ такихъ, въ которыхъ нѣтъ ни одного зрѣлаго яйца и кончая такими, которые имѣютъ уже полный комплектъ яицъ для перестованія будущаго года.

Такой характеръ развитія яицъ и созрѣванія ихъ въ яичникахъ вполне можетъ объяснить указанное выше отсутствіе нѣкоторыхъ промежуточныхъ стадій развитія яйца въ яичникахъ. Во вполне зрѣлыхъ яичникахъ мы всегда находимъ двѣ рѣзко другъ отъ друга отличающіяся формы яицъ. Одна изъ нихъ является въ видѣ совершенно развитыхъ яицъ, которыя иногда уже въ Январѣ при легкомъ trenіи выходятъ изъ яичниковъ самки въ полость тѣла. Другую форму составляютъ мелкія яички замѣтныя въ яичникахъ въ видѣ бѣлыхъ маленькихъ точекъ располагающихся между большими яйцами на периферіи яичниковъ. Въ такихъ маленькихъ яйцахъ желтокъ еще не образованъ, зародышевый пузырекъ вполне развитъ и не существуетъ нислѣда ни желточной оболочки, ни хоріона. Эти яйца дозрѣваютъ только послѣ того, какъ весь запасъ готовыхъ яицъ будетъ отложенъ самкою со время перестованія. Въ молодыхъ яичникахъ мы встрѣчаемъ только эту послѣднюю форму яицъ въ развитыхъ фазахъ развитія.

Необыкновенно скорое развитіе яицъ въ яичникахъ у стерлядей представляетъ явленіе довольно исключительное сравнительно съ тѣмъ, что извѣстно относительно костистыхъ рыбъ. У лососей наприм., которые изучены въ этомъ отношеніи лучше

другихъ костистыхъ рыбъ, развитіе яицъ въ яичникѣ продолжается шесть мѣсяцевъ; въ это время самки обыкновенно не принимаютъ пищи <sup>(1)</sup>, худѣютъ и тратятъ весь, добытый въ продолженіи двухмѣсячнаго пребыванія въ морѣ, запасъ питательнаго матеріала на образованіе яицъ. Періодъ пребыванія въ морѣ лососей совершенно соотвѣтствуетъ періоду нагула стерлядей. Тамъ они получаютъ матеріалъ который идетъ на поддержаніи потомства. Но у лососей этотъ матеріалъ превращается въ яйца спустя долгое время послѣ нагула, у стерлядей же это превращеніе идетъ непосредственно послѣ нагула и въ скоромъ времени послѣ нереста уже оканчивается. Можетъ быть скорость образованія яицъ у стерлядей находится въ зависимости съ усиленнымъ питаніемъ этихъ рыбъ во время нагула <sup>(2)</sup>, что ведетъ за собою и быстрое превращеніе питательнаго матеріала.

Чтобы легче ориентироваться относительно мѣста образованія молодыхъ яицъ стерлядей и формы, въ которой онѣ появляются, я считаю нужнымъ сказать нѣсколько словъ о формѣ и гистологическомъ строеніи яичника. Не вполне развитые яичники стерлядей помѣщаются по обѣимъ сторонамъ позвоночнаго столба въ видѣ двухъ довольно длинныхъ валиковъ, нѣсколько сплюснутыхъ сбоковъ и имѣющихъ въ разрѣзѣ почти овальную форму (фиг. 2). На своей задней части яичникъ прикльпывается къ перитонеуму посредствомъ дубликатуры, которая проходитъ вдоль всей задней части яичника и имѣетъ видъ тонкой пластинки состоящей изъ эпителія и соединительной ткани (фиг. 2 Pb). Обѣ эти ткани составляютъ непосредственное продолженіе соотвѣствующихъ частей брюшины и въ свою очередь продолжаютъ въ яичникъ

---

<sup>(1)</sup> Нis Untersuchungen etc. стр. 24.

<sup>(2)</sup> Сабантєвъ Рыбъ Россіи 577.

и составляют объ существенныя части яичника: наружный эпителий его и соединительную ткань (*stroma ovarii*) — его строму.

На внешней (передней) сторонѣ яичника стерлядей уже въ молодыхъ яичникахъ замѣтна маленькая продольная бороздка, проходящая по всей длинѣ яичника и оканчивающаяся не доходя до передняго и задняго конца его. На поперечныхъ разрѣзахъ легко можно убѣдиться, что на всемъ протяженіи эта бороздка выстлана эпителиемъ, который заворачивается внутрь. Образованіе бороздки обусловливается вѣрояно разрастаніемъ яичника, протекующимъ въ свою очередь отъ вырастанія уже образовавшихся яицъ и образованія новыхъ. Уже въ молодыхъ яичникахъ можно замѣтить, что края бороздки не представляютъ совершенно прямой линіи, но волнообразны. Эта неправильная волнообразная форма края увеличивается постепенно по мѣрѣ вырастанія яичника. Неровности краевъ бороздки, выпуклости, составляютъ въ молодыхъ яичникахъ зачатки будущихъ долекъ яичника, которая развивается впоследствии. Развитіе долекъ идетъ постепенно, по мѣрѣ вырастанія яичника и дозрѣванія въ немъ яицъ. Зрѣлыя яичники состоятъ изъ множества долекъ, расположенныхъ перпендикулярно къ продольной оси яичника. Каждая доля въ зрѣломъ яичникѣ одѣта эпителиемъ, который составляетъ продолженіе наружнаго эпителия яичника (перитонеального эпителия) и наполнена внутри зрѣлыми яйцами. На периферической части долекъ располагаются маленькія неразвитыя яички, имѣющія на темномъ фонѣ зрѣлыхъ яицъ, видъ бѣлыхъ точекъ.

Многіе важныя процессы развитія—образованіе желточныхъ шариковъ, измѣненія зародышеваго пузырька, образованіе оболочекъ яйца—совершаются въ сравнительно весьма

короткій промежутокъ времени; вслѣдствіе этого собираніе матеріала и подготовка его для изслѣдованія должны быть сдѣланы наиболѣе поспѣшно, что во многихъ случаяхъ затруднительно. Къ сожалѣнію, я не могъ до настоящаго времени собрать полный рядъ стадій развитія яйца, который позволилъ бы мнѣ рѣшить наибольшее количество вопросовъ, касающихся этого предмета. Надѣясь въ скоромъ времени пополнить этотъ пробѣлъ, я рѣшаюсь публиковать теперь мои отрывочныя изслѣдованія во 1-хъ въ виду того, что они представляютъ нѣкоторые новые факты относительно строенія ячника, способа образованія фолликулъ и во 2-хъ, потому что нѣкоторыя особенности строенія яйца въ его зрѣломъ состояніи были бы не совсѣмъ понятны безъ тѣхъ данныхъ, которые мнѣ пришлось собрать относительно развитія яйца.

Ячникъ стерлядей, какъ было сказано выше, состоитъ изъ двухъ тканей: эпителія и соединительной ткани. Обѣ эти ткани составляютъ непосредственное продолженіе соотвѣствующихъ тканей брюшины. Между эпителиемъ и соединительной тканью помѣщаются яйца, которыя суть продукты образованія эпителія, какъ и у другихъ позвоночныхъ животныхъ.

*Эпителий* на различныхъ частяхъ ячника представляетъ нѣкоторыя видоизмѣненія. Преобладающая форма его клѣтокъ—цилиндрическая, но онъ сохраняетъ эту форму только на спинной сторонѣ ячника; переходя на брюшную, клѣтки его принимаютъ въ нѣкоторыхъ мѣстахъ сплюсненную форму. Это измѣненіе замѣтно обыкновенно въ тѣхъ мѣстахъ гдѣ эпителий загибается внутрь, на границахъ долекъ (фиг. 1 и 2). Клѣтки эпителія снабжены овальными большими зернами (фиг. 3).

*Соединительная ткань*, составляющая строму ячника, входитъ въ ячникъ въ мѣстѣ его прикрѣпленія и распре-

дѣляется на периферической части его. Отсюда она проходитъ внутрь яичника въ вѣтѣ сѣти, въ петляхъ которой расположены яйца, заключенныя въ своихъ фолликулахъ. Расположеніе соединительной ткани внутри яичника можетъ быть изслѣдовано на продольныхъ разрѣзахъ. Тамъ видно (фиг. 1), что соединительная ткань, начинаясь со спинной стороны яичника, задается въ каждую дольку въ формѣ пластинки, проходящей какъ разъ по срединѣ дольки. Отсюда она посылаетъ пластинчатые отростки въ поперечномъ направленіи къ периферіи дольки. На периферической части долекъ соединительная ткань опять собирается въ большія или меньшія массы, непосредственно прилегающія къ зачатковому эпителию яичника.

По своему гистологическому строенію соединительная ткань, *stroma ovarii*,—принадлежитъ къ типу волокнистой соединительной ткани. Кѣтки ея овальны и снабжены отростками. Въ большинствѣ случаевъ такихъ отростковъ бываетъ два и оба они находятся на концахъ кѣтки. Иногда ихъ бываетъ больше. Периферическая часть соединительной ткани, которая вообще гораздо плотнѣе центральной, содержитъ въ извѣстныхъ стадіяхъ развитія яичника буроватый пигментъ, скопляющійся въ кѣткахъ соединительной ткани большими или меньшими массами.

Начало образованія яйцевыхъ фолликулъ можетъ быть наблюдаемо на многихъ мѣстахъ периферіи долекъ. Чаще всего можно видѣть его на разрѣзахъ въ углубленіяхъ между долками, рѣже на брюшной части дольки (фиг. 3, Ove). Эпителий въ этихъ мѣстахъ углубляется и образуетъ плотные слѣпые шнуры, обыкновенно нѣсколько расширенныя и закрученные на своемъ концѣ, такъ какъ въ этихъ слѣпыхъ концахъ помѣщаются болѣе объемистыя кѣтки, чѣмъ на всемъ остальномъ протяженіи шнура. Шнуры представляютъ пер-



вичные зачатки фолликулъ, въ которыхъ мало по малу развиваются яйца. Кѣтки зачатковаго эпителія въ мѣстахъ углубленія сплющиваются, получаютъ овальную форму, при чемъ наиболѣе измѣняются периферическія кѣтки эпителія, центральныя же и тѣ, которыя лежатъ ближе къ началу углубленія, измѣнены гораздо меньше. Фиг. 3 и 4 представляютъ части двухъ поперечныхъ разрѣзовъ яичниковъ, въ которыхъ происходитъ образованіе новыхъ яицъ. На фиг. 3 находятся шнуры съ однимъ яйцомъ, фиг. 4 представляетъ шнуръ болѣе развитый съ двумя яйцами слѣдующими другъ за другомъ по длинѣ первичнаго углубленія.

Уже на очень молодыхъ углубленіяхъ замѣтны измѣненія въ кѣткахъ эпителія, ведущія къ дифференцированію элементовъ на зачатки различныхъ частей, изъ которыхъ строится фолликула и яйцо. Въ концѣ шнура, какъ сказано выше помѣщается яйцевая кѣтка, большей или меньшей величины, смотря по возрасту мѣшечка (фиг. 3 и 4). Яйцевая кѣтка есть видоизмѣненная кѣтка эпителіального углубленія, именно концевой части послѣдняго; она больше чѣмъ остальные кѣтки, окружающія ее и состоитъ изъ слоя прозрачной протоплазмы и круглаго ядра, весьма рѣзко окрашивающагося гематоскилиномъ (фиг. 4 и 5). Кѣтки, непосредственно прилегающія къ яйцевой, располагаются вокругъ послѣдней и образуютъ слой (фиг. 5 Gr), отдѣляющій яйцо отъ наружнаго эпителія первичнаго углубленія (фиг. 5 Fer.). Съ образованіемъ этого слоя, въ первичномъ углубленіи образуются всѣ части фолликулы и дальнѣйшее развитіе яйца состоитъ въ развитіи этихъ частей и главнымъ образомъ яйцевой кѣтки. Мѣшечекъ (фолликула) состоитъ изъ слѣдующихъ частей: 1) изъ наружнаго слоя эпителія, который составляетъ вмѣстѣ съ тѣмъ наружную часть первичнаго углубленія и можетъ быть названъ

*фолликулярнымъ эпителиемъ* 2) изъ непосредственно слѣдующаго за нимъ слоя клѣтокъ, образующагося изъ центральной части углубленія и непосредственно прилегающаго къ яйцевой клѣткѣ; этой слой соотвѣтствуетъ *гранулозному слою* (Granulosa) яицъ другихъ позвоночныхъ животныхъ и 3) изъ *яйцевой клѣтки*, занимающей центръ яйца. Дальнѣйшія измѣненія въ первичномъ углубленіи состоятъ въ обособленіи отдѣльных фолликулъ, которыя въ видѣ гроздей отходятъ отъ главнаго стволика (первичнаго углубленія).

Яйцевая клѣтка въ первоначальномъ своемъ видѣ (фиг. 4 Ov<sup>1</sup>), имѣетъ не болѣе 0,02 mm. въ діаметрѣ, состоитъ изъ большаго, плотнаго, ядра (зародышеваго пузырька) и узкаго слоя протоплазмы окружающаго послѣднее. Въ нѣсколько большихъ яйцахъ (фиг. 4 Ov<sup>2</sup>) замѣтны, кромѣ выростанія яйцевой клѣтки, нѣкоторыя видоизмѣненія касающіяся главнымъ образомъ ядра. Сначала плотное содержимое ядра на периферіи нѣсколько разжижается; оно не окрашивается тамъ гематоксилиномъ такъ интенсивно въ фіолетовый цвѣтъ какъ въ центральной части. Поэтому въ этихъ стадіяхъ развитія можно различить въ ядрѣ двѣ части: центральную состоящую изъ первоначальнаго вещества и периферическую — изъ вещества болѣе жидкаго. Первая составляетъ ядрышко, вторая соотвѣтствуетъ такъ наз. ядерному соку (содержимому зародышеваго пузырька).

Слѣдующая стадія развитія (фиг. 6) представляетъ дальнѣйшія измѣненія яйцевой клѣтки, которая достигаетъ теперь величины 0,09 mm. въ діаметрѣ. Эти измѣненія крайне существенны для развитія яйца, такъ какъ онѣ касаются не только строенія ядра, но и строенія протоплазмы. Ядро — зародышевый пузырекъ увеличивается въ объемѣ; оно достигаетъ величины 0,04 mm. въ діаметрѣ и представляетъ тѣло, состоящее изъ прозрачнаго вещества и какъ бы одѣтое

тонкой оболочкой. Въ срединѣ его располагается новое ядрышко соотвѣтствующее зародышевому пятнышку яицъ другихъ животныхъ. Зародышевое пятнышко въ этой первоначальной формѣ отличается у стерлядей значительной величиною и хорошо окрашивается гематоксилиномъ. По формѣ и по отношенію своему къ красящимъ веществамъ, зародышевое пятнышко вполне соотвѣтствуетъ первоначальному ядру яйцевой кѣтки.

Измѣненія въ протоплазмѣ яйцевой кѣтки состоятъ въ томъ, что въ ней дифференцируется два слоя: периферическій и центральный, отличающіеся другъ отъ друга какъ по своему составу, такъ и по дальнѣйшимъ измѣненіямъ. При наблюденіи свѣжихъ яицъ оба эти слоя представляютъ однородныя массы, отличающіяся другъ отъ друга только по своей консистенціи. Периферическій слой состоитъ изъ жидкаго прозрачнаго вещества, центральный же, окружающій ядро, представляетъ гораздо болѣе вязкую массу, заключающую большое количество мелкихъ зернышекъ (фиг. 6 и 7 Sc и Sp). На границѣ периферическаго и центрального слоя, мелкозернистая масса расширяется; она переходитъ въ жидкій периферическій слой протоплазмы и при внимательномъ наблюденіи можно замѣтить, что она распространяется въ этомъ послѣднемъ слой въ видѣ радіально идущихъ струекъ. На препаратахъ окрашенныхъ гематоксилиномъ строеніе обоихъ описанныхъ слоевъ нѣсколько иное, чѣмъ на свѣжихъ. На молодыхъ яйцахъ, имѣющихъ до 0,09 mm. въ діаметрѣ (фиг. 5), въ которыхъ центральный слой еще мало развитъ, этотъ послѣдній состоитъ изъ болѣе плотной протоплазмы, которая иногда распадается на нѣсколько зернышекъ и окружаетъ зародышевый пузырекъ. Промежутки между крупными зернами заполнены прозрачнымъ веществомъ, непосредственно переходящимъ въ периферическій слой. На болѣе развитыхъ яйцахъ

отношеніе между центральнымъ и периферическимъ слоемъ измѣняется. По мѣрѣ выростаія яйца, центральный крупнозернистый слой протоплазмы уменьшается, а периферическіи измѣняетъ свое строеніе.

Первоначально периферическій слой яйцевой протоплазмы состоитъ изъ жидкаго почти однороднаго вещества, которое окрашивается гематоксилиномъ гораздо слабѣе, чѣмъ центральный слой. По мѣрѣ же выростаія яйца, въ периферическомъ слоеъ появляется громадное количество зернышекъ (фиг. 6 и 7). Что касается строенія этихъ зернышекъ, что они представляютъ шарообразныя или кубическія тѣльца окрашивающіяся гематоксилиномъ, но въ меньшей степени чѣмъ центральный слой, окружающій зародышевый пузырекъ. Между зернышками лежащими въ центрѣ и въ периферіи яйца можно замѣтить нѣкоторую разницу: периферическія больше центральныхъ. Весь периферическій слой желтка въ описываемыхъ стадіяхъ развитія (фиг. 6 и 7) распадается на рядъ сегментовъ, идущихъ въ радіальномъ направленіи и отдѣленныхъ другъ отъ друга слоемъ мелкозернистой массы, которая также проникаетъ между отдѣльными зернышками желтка. Слѣдя за этою массою отъ периферіи къ центру, можно убѣдиться, что отдѣльные лучи ея, раздѣляющіе радіально расположенные сегменты периферическаго слоя, сходятся въ центральной части яйца и переходятъ въ слой мелкозернистой протоплазмы, окружающій зародышевый пузырекъ.

Въ описанныхъ двухъ стадіяхъ протоплазма яйца будетъ состоять слѣдовательно изъ двухъ частей: центральной протоплазмы, окружающей въ видѣ тонкаго слоя зародышевый пузырекъ и идущей въ видѣ лучей къ периферіи яйца и периферическаго слоя состоящаго изъ зернышекъ заключенныхъ въ массѣ мелкозернистой протоплазмы. Такое распаденіе яйцевой протоплазмы имѣетъ весьма важное зна-

ченіе, такъ какъ представляетъ начало раздѣленія желтка на двѣ части, играющіе различную роль при дальнѣйшей дѣятельности яйца. Хотя я не имѣлъ случая наблюдать промежуточныхъ стадій развитія между только что описанными и зрѣлыми яйцами, но судя по мѣсту образованія обѣихъ названныхъ частей и по характеру ихъ строенія, можно съ большимъ вѣроятіемъ предположить, что центральная часть яйца превращается въ мелкозернистый желтокъ, окружающій въ зрѣломъ яйцѣ зародышевый пузырекъ, периферическая — въ крупнозернистый желтокъ, располагающійся въ задней части яйца. Первую можно обозначить названіемъ главнаго желтка (Гисъ) или протолейцита (Фоль), вторую можно назвать придаточнымъ желткомъ (Гисъ) или дейтолейцитомъ (Фоль). Въ зрѣломъ яйцѣ, какъ и въ описанныхъ сейчасъ стадіяхъ развитія, отношеніе протолейцита къ дейтолейциту остается одинаковымъ; протолейцитъ проходитъ въ заднюю часть яйца и составляетъ основу, въ которой заключены желточные зернышки, составляющія главную массу дейтолейцита.

Что касается дальнѣйшей судьбы зернышекъ, появляющихся въ периферической части яйца, то, такъ какъ я не наблюдалъ промежуточныхъ стадій развитія, появляющихся въ яичникахъ стерляди во время нагула, то и не могу сказать относительно этого ничего опредѣленнаго. Весьма вѣроятно, что первичныя зернышки яйцевой кѣтки превращаются непосредственно въ навицеллеобразныя желточные зернышки зрѣлаго яйца.

Впродолженіе описываемыхъ стадій развитія яйца происходятъ также значительныя измѣненія въ строеніи зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка. Въ предыдущей стадіи развитія, какъ мы видѣли, содержимое первоначальнаго ядра, изъ котораго образуется какъ

1. The first step in the process is to identify the problem or issue that needs to be addressed. This involves gathering information and understanding the context of the problem.

2. Once the problem is identified, the next step is to define the objectives and goals of the project. This helps to clarify what needs to be achieved and provides a clear direction for the team.

3. The third step is to develop a plan or strategy to address the problem. This involves breaking down the problem into smaller, manageable tasks and determining the resources needed to complete each task.

4. The fourth step is to implement the plan. This involves putting the strategy into action and monitoring progress to ensure that the project is on track.

5. The final step is to evaluate the results of the project. This involves assessing the outcomes against the objectives and goals and identifying any areas for improvement.

1. The first step in the process is to identify the problem or issue that needs to be addressed. This involves gathering information and understanding the context of the problem.

2. Once the problem is identified, the next step is to define the objectives and goals of the project. This helps to clarify what needs to be achieved and provides a clear direction for the team.

3. The third step is to develop a plan or strategy to address the problem. This involves breaking down the problem into smaller, manageable tasks and determining the resources needed to complete each task.

4. The fourth step is to implement the plan. This involves putting the strategy into action and monitoring progress to ensure that the project is on track.

5. The final step is to evaluate the results of the project. This involves assessing the outcomes against the objectives and goals and identifying any areas for improvement.



собою тягучей массой протоплазмы. Эти зернышки совершенно похожи на остальные зернышки центральной части желтка и непосредственный переход ихъ въ послѣднія можетъ быть въ раннихъ стадіяхъ развитія прослѣженъ также хорошо, какъ и въ зрѣлыхъ яйцахъ.

Изъ сообщенныхъ до сихъ поръ фактовъ относительно развитія яйца у стерлядей слѣдуетъ:

1) Что въ каждомъ яичникѣ стерлядей можно наблюдать только ограниченное число стадій развитія.

2) Что яйца развиваются въ фолликулахъ, которыя происходятъ черезъ углубленіе зародышеваго эпителія, и въ которыхъ происходитъ въ довольно ранней стадіи развитія дифференцированіе фолликулярнаго эпителія гранулозы и яйцевой кѣлки.

3) Что яйцевая кѣлка сначала имѣетъ только ядро, которое впослѣдствіе распадается на центральную часть, составляющую ядрышко и периферическую — ядерный сокъ или содержимое зародышеваго пузырька.

4) Что въ протоплазмѣ яйцевой кѣлки рано становятся замѣтными: центральный слой и периферическій, изъ которыхъ первый сохраняетъ впослѣдствіи мелкозернистое строеніе и вѣроятно превращается въ протолейцитъ, второй пріобрѣтаетъ крупнозернистое строеніе и превращается въ дейтолейцитъ.

Что касается перваго изъ этихъ пунктовъ, то въ этомъ отношеніи стерляди представляютъ большое сходство съ костистыми рыбами, у которыхъ по наблюденіямъ *Гиса* яичникъ содержитъ отъ 2—5 различныхъ стадій развитія яйца. Причина этого явленія у костистыхъ рыбъ и у стерлядей совершенно одинакова. *Гисъ* <sup>(1)</sup> говоритъ что у костистыхъ рыбъ

---

<sup>(1)</sup> *His Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung der Knochenfische* стр. 35.

яичникъ имѣетъ періодъ покоя и періодъ фізіологической дѣятельности. Первый обнимаетъ собою время послѣ нерестованія, второй передъ нерестованіемъ. Не смотря на это сходство между стерлядями (и ганоидами вообще) и костистыми рыбами, существуютъ однако довольно зпатительныя различія относительно времени обоихъ упомянутыхъ періодовъ. Если мы возьмемъ для сравненія развитіе яицъ у лососей, которые въ этомъ отношеніи изучены лучше другихъ рыбъ, то увидимъ, что періодъ наибольшей фізіологической дѣятельности яичника этихъ рыбъ падаетъ на несравненно большее число мѣсяцевъ въ году, чѣмъ у стерлядей, и при томъ, по мѣрѣ приближенія ко времени нерестованія, эта дѣятельность прогрессивно растетъ. Нерестованіе лососей происходитъ въ ноябрѣ, и послѣ нерестованія весь питательный матеріалъ, въ продолженіи почти шести мѣсяцевъ, (отъ ноября до мая) идетъ главнымъ образомъ на питаніе материнскаго организма. Лососи, встрѣчающіеся въ маѣ и іюнѣ отличаются чрезвычайно жирнымъ мясомъ. Начиная съ іюня, дѣятельность яичника значительно усиливается и возрастаетъ съ болѣею и болѣею силою до періода нерестованія. Развитіе яицъ происходитъ на счетъ накопленнаго, въ продолженіи зимнихъ и весеннихъ мѣсяцевъ, питательнаго матеріала. Самка, во время развитія яицъ въ яичникахъ, ничего не ѣстъ, сильно худѣетъ и превращаетъ весь свои накопленный жиръ въ половые продукты. Такимъ образомъ, періодъ покоя у лососей будетъ обнимать зимніе и весеніе, періодъ наибольшей дѣятельности яичника—лѣтніе и осенніе мѣсяцы. У стерлядей періоды покоя и наибольшей фізіологической дѣятельности яичника распределены пѣсколько иначе относительно времени нерестованія и представляютъ весьма неодинаковые промежутки времени. Послѣ нерестованія, которое бываетъ обыкновенно въ маѣ, у стерлядей наступаетъ

періодъ дѣятельности яичника. Стерляди удаляются въ затоны и начинаютъ усиленно кормиться. Питательный матеріалъ, который онѣ при этомъ получаютъ не расходуется, какъ у лососей, исключительно на питаніе материнскаго организма, а идетъ одновременно и на развитіе яицъ. Черезъ 2—3 (<sup>1</sup>) недѣли послѣ нерестованія, у самокъ стерлядей можно уже опять найти почти зрѣлыя яйца въ яичникѣхъ. Впродолженіи всѣхъ остальныхъ мѣсяцевъ, послѣ „нагула“ яйца весьма мало измѣняются; онѣ имѣютъ величину зрѣлыхъ яицъ и, въ осенніе мѣсяцы, ничѣмъ не отличаются по своей структурѣ отъ зрѣлыхъ яицъ. Такимъ образомъ у стерлядей періодъ фізіологической дѣятельности яичника наступаетъ тотчасъ же послѣ нерестованія и сменяется періодомъ покоя, который отличается отъ соотвѣтственнаго періода лососей тѣмъ, что у послѣднихъ впродолженіи этого періода находятся незрѣлыя яйца, у стерлядей же—вполнѣ зрѣлыя. Отыскать причину такой быстрой переработки питательнаго матеріала въ половые продукты у стерлядей, сравнительно съ сальмонидами, довольно трудно. Условія образованія половыхъ продуктовъ и зависимость ихъ отъ питательнаго матеріала до сихъ поръ такъ мало изслѣдованы, что для указанія въ данномъ случаѣ дѣйствительныхъ причинъ, обусловливающихъ такое быстрое развитіе половыхъ продуктовъ, не существуетъ никакихъ положительныхъ данныхъ. Я считаю однако не лишнимъ обратить вниманіе на одно обстоятельство, которое быть можетъ имѣетъ важное значеніе для объясненія быстрой и усиленной фізіологической дѣятельности яичника. Это именно крайняя прожорливость стерлядей во время нагула. По свидѣтельству Гримма, стерляди до того набиваютъ себѣ желудки, что кажутся нѣря-

---

(<sup>1</sup>) *Собанъевъ Рыбы Россіи* стр. 577—378.

ными. Можетъ быть такое усиленное питаніе ведетъ за собою усиленную и быструю половую дѣятельность; но для доказательства этого необходимы изслѣдованія надъ развитіемъ яицъ другихъ рыбъ въ связи съ условіями ихъ питанія, чего мы до сихъ поръ къ сожалѣнію не имѣемъ.

Изъ остальныхъ, перечисленныхъ выше явленій образованія яйца, я остановлюсь на одномъ, а именно на измѣненіи первичнаго ядра яйцевой клѣтки и образованіи изъ него зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка. Дифференцированія протоплазмы яйцевой клѣтки и образованіе крупнозернистаго и мелкозернистаго желтка представляютъ также явленія весьма важныя какъ для развитія самой яйцевой клѣтки, такъ и потому, что относительно этихъ явленій существуютъ самыя разнообразныя мнѣнія. Я долженъ оставить однако эти явленія безъ разсмотрѣнія, такъ какъ, за недостаткомъ матеріала, до сихъ поръ не могъ изслѣдовать важныхъ промежуточныхъ стадій развитія яйца, которыя именно касаются измѣненій яйцевой протоплазмы или желтка.

Развитіе зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка представляетъ интересъ уже потому, что вообще измѣненія ядра какой бы то ни было клѣтки и развитіе ядрышка до сихъ поръ еще такъ мало изслѣдовано, что каждый новый фактъ, касающійся этого предмета можетъ служить къ выясненію роли и происхожденія этой по видимому весьма важной составной части животной клѣтки. Въ настоящее время, благодаря трудамъ многихъ гистологовъ, изученіе строенія клѣтки значительно подвинулось впередъ и отношеніе различныхъ частей клѣтки другъ къ другу болѣе выяснено, но относительно происхожденія ядеръ въ клѣткѣ, какъ и относительно происхожденія ядрышекъ внутри ядеръ все таки существуетъ больше теорій, чѣмъ положительныхъ

наблюденій. *Ауэрбахъ* <sup>(1)</sup> принимаетъ, что ядро является сначала въ массѣ протоплазмы въ видѣ вакуолы, вокругъ которой обособляется оболочка изъ протоплазмы. Впослѣдствіе внутри этой вакуолы появляется ядрышко, которое есть ничто иное, какъ часть протоплазмы, оторвавшаяся отъ стѣнки ядра, или какимъ либо другимъ способомъ попавшая въ вакуолу. *Р. Гертвигъ* <sup>(2)</sup>, на основаніи сравнительно—анатомическихъ изслѣдованій надъ клѣтками различныхъ животныхъ приходитъ къ тому заключенію, что самая главная составная часть ядра есть такъ наз. вещество ядра (*Kernsubstanz*), обладающее извѣстными характерными физико-химическими качествами и пропитанное различнымъ образомъ другимъ веществомъ, которое онъ называетъ ядернымъ сокомъ (*Kernsaft*). Первичные ядра состоятъ по Гертвигу изъ ядернаго вещества, пропитаннаго равномерно ядернымъ сокомъ, а дальнѣйшія измѣненія ядра обуславливаются отдѣленіемъ ядернаго сока отъ ядернаго вещества. Ядерный сокъ можетъ выдѣляться или на периферіи ядра и въ такомъ случаѣ ядерное вещество превращается въ одинъ или нѣсколько ядрышекъ (*nucleoli*), или же онъ выдѣляется внутри ядернаго вещества и ведетъ къ образованію внутри ядерныхъ вакуоль. Развитіе зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка въ стерляжьихъ яйцахъ совершенно отвѣчаетъ схемѣ, составленной *Р. Гертвигомъ* на основаніи сравнительно—анатомическихъ наблюденій. Первичное ядро, появляющееся въ яйцевой клѣткѣ въ началѣ ея образованія, представляетъ (какъ первичное ядро Гертвига) комокъ вещества, обладающій свойствами ядернаго вещества. Дальнѣй-

---

<sup>(1)</sup> *Auerbach Organologische Studien* стр. 238.

<sup>(2)</sup> *R. Hertwig Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrbuch* Bd. II стр. 63—93.

шія измѣненія этого ядра состоятъ въ обособленіи вокругъ него слоя жидкаго вещества, который составляетъ содержимое зародышеваго пузырька и соответствуетъ ядерному соку. Вслѣдствіе появленія этого жидкаго слоя, ядерное вещество превращается въ nucleolus, или зародышевое пятнышко, которое затѣмъ распадается на нѣсколько отдѣльных комочковъ: ядро переходитъ изъ унинулеоларнаго въ мультинулеоларное состояніе. Дальнѣйшія измѣненія ядрышекъ состоятъ въ постепенномъ уменьшеніи ихъ до тѣхъ поръ, пока онѣ совершенно не исчезаютъ. Въ зрѣлыхъ яйцахъ ядрышекъ не существуетъ; по всей вѣроятности они растворяются въ ядерномъ соку.

## Г Л А В А II.

### З Р Ъ Л О Е Я Й Ц О.

Зрѣлыя яйца стерляди выпадаютъ, какъ извѣстно, во время метанія икры изъ яичниковъ въ полость тѣла, проходятъ отсюда черезъ брюшныя отверстія яйцеводовъ въ яйцеводы и выносятся черезъ половое отверстіе наружу. Яйца, лежащія въ яичникахъ, имѣютъ нѣсколько продолговатую, овоидную форму; иногда при прохожденіи черезъ яйцеводы, вслѣдствіе давленія стѣнокъ послѣднихъ, онѣ удлиняются и сдавливаются, но послѣ выхода изъ полового отверстія онѣ опять принимаютъ свою прежнюю форму и затѣмъ вскорѣ становятся почти совершенно сферическими.

Свѣже отложенное яйцо, около 2 мм. въ болѣшемъ діаметрѣ, темно сѣраго цвѣта, исключая только узкой кольцеобразной полоски, расположенной въ передней части его, которая свѣтлѣе всей остальной поверхности яйца. Снаружи

покрыто довольно толстой капсулей, которая, какъ справедливо замѣчено Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ, состоитъ изъ двухъ оболочекъ: наружной и внутренней. Первая изъ этихъ оболочекъ можетъ быть названа хоріономъ, вторая—желточной оболочкой. Обѣ онѣ прилегаютъ сначала другъ къ другу такъ тѣсно, что съ трудомъ могутъ быть отдѣлены одна отъ другой; въ болѣе позднихъ стадіяхъ верхняя оболочка весьма легко отстаетъ отъ нижней; достаточно одного давленія пальцами, чтобы освободить яйцо отъ хоріона; эта легкость удаленія хоріона представляетъ чрезвычайно удобное обстоятельство, такъ какъ яйцо съ одной желточной оболочкой гораздо лучше плотнѣетъ въ спиртѣ и мюллеровской жидкости, чѣмъ покрытое хоріономъ.

*Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ* описываютъ наружную оболочку яйца стерляди (хоріонъ) какъ толстую, шагренированную и липкую оболочку, посредствомъ которой вышедшее изъ полового отверстія яйцо прилипаетъ къ подводнымъ предметамъ. Хотя эти качества легко могутъ быть подтверждены наблюденіемъ надъ любымъ стерляжимъ яйцомъ, но онѣ несправедливо приписываются хоріону. На окрашенныхъ поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ яйца можно безъ труда убѣдиться, что липкость и шероховатость поверхности его зависятъ не отъ хоріона, а отъ особыхъ оболочекъ, которыя располагаются на хоріонѣ и облекаютъ всю поверхность яйца. Такихъ оболочекъ двѣ и обѣ онѣ, въ отличіе отъ хоріона, состоятъ изъ вѣтокъ (фиг. 8 А и 8 В Gr). Внутренняя оболочка такъ плотно прилегаетъ къ хоріону, что кажется почти приросшею къ послѣднему (<sup>1</sup>), наружная же легко отдѣляется отъ яйца и на поперечныхъ разрѣзахъ является обыкновенно въ видѣ лоскутковъ, прикрѣпленныхъ только въ нѣкоторыхъ мѣстахъ къ хоріонѣ.

(<sup>1</sup>) На рисункѣ (фиг. 8 В) она обозначена рядомъ черточекъ.

Клѣтки, изъ которыхъ состоятъ упомянутыя оболочки, могутъ быть легко наблюдаемы на окрашенныхъ препаратахъ, благодаря тому что ядра ихъ очень хорошо красятся гематоксилиномъ, карминомъ и проч. Клѣточное строеніе сохраняется однако въ оболочкахъ недолго; уже скоро послѣ оплодотворенія въ оболочкахъ съ трудомъ можно различить нѣкоторыя только ядра, а во время сегментаціи яйца ядра становятся совершенно незамѣтными: оболочки превращаются въ слой липкаго вещества, не имѣющаго уже и слѣда прежней ячеистой структуры.

Что касается до происхожденія описанныхъ оболочекъ, то едва ли можно сомнѣваться, что онѣ образуются изъ обоихъ клѣточныхъ слоевъ, облекающихъ яйцевую клѣтку въ яичникѣ. Въ пользу этого говоритъ и сходство въ строеніи оболочекъ зрѣлаго яйца съ упомянутыми слоями. Внутренняя, плотно прилегающая къ хоріону, оболочка представляетъ остатокъ гранулозы, которая еще въ самыхъ раннихъ стадіяхъ плотно прилегаетъ къ яйцевой клѣткѣ. Весьма вѣроятно, что хоріонъ образуется какъ выдѣленіе гранулозы. Наружная оболочка (фиг. 8 и 9 Фер) представляетъ по своему строенію большое сходство съ фолликулярнымъ эпителиемъ и, по всей вѣроятности, составляетъ остатокъ послѣдняго. Въ яичникѣ, эпителий фолликулы не прилегаетъ къ гранулозѣ и къ яйцевой клѣткѣ; въ зрѣломъ яйцѣ мы видимъ тоже самое, наружная оболочка въ нѣкоторыхъ мѣстахъ только прикасается къ яйцу и легко можетъ быть отдѣлена отъ послѣдняго при дѣланіи поперечныхъ разрѣзовъ.

Существованіе ячеистой на оболочки поверхности зрѣлаго яйца стерляди не представляетъ исключительнаго явленія. Аналогичные случаи выходенія гранулознаго слоя вмѣстѣ съ яйцомъ, хотя въ нѣсколько иной формѣ, чѣмъ у стерлядей,



встрѣчается у костистыхъ рыбъ. *I. Мюллеръ* <sup>(1)</sup> описалъ въ 1854 году наружную капсулу на яйцахъ окуня. *Келликеръ*, который назвалъ эту капсулу студенистой (*Gallertkapsel*), полагаетъ, что она образуется изъ гранулозы, кѣтки которой, въ формѣ отростковъ проникають внутрь капсулы и придаютъ послѣдней своеобразный видъ. По своему происхожденію, студенистая капсула окуней совершенно соотвѣтствуетъ кѣтчатому гранулозному слою яйца стерлядей: оба эти образованія происходятъ изъ гранулозной оболочки яйца и представляютъ только различія въ окончательной формѣ своего развитія. Подобныя же образованія замѣчаются и у другихъ животныхъ. Еще Бишоффъ, показалъ, что у млекопитающихъ животныхъ яйцо, находящееся въ яйцеводахъ, одѣто ячеистой оболочкой, которая вмѣстѣ съ яйцомъ выходитъ изъ яичника. Эта оболочка есть гранулозная оболочка, облегающая яйцевую кѣтку въ яичникѣ.

Микроскопическое изслѣдованіе яйцевой капсулы показываетъ что оболочки яйца: хоріонъ и желточная оболочка, въ то время когда онѣ не разъединены искусственнымъ путемъ, представляютъ три слоя. (фиг. 8 В. Eh) Два изъ нихъ: наружный и внутренній почти одинаковой толщины, средній же тоньше ихъ. Отдѣливъ хоріонъ отъ желточной оболочки, можно убѣдиться, что хоріонъ состоитъ изъ двухъ слоевъ, желточная оболочка изъ одного.

На верхнемъ полюсѣ яйца находится микропиле, которое было уже описано моими предшественниками. Отыскать микропиле на яйцахъ, консервированныхъ въ спирту или мюллеровской жидкости, довольно трудно, и всѣ мои прежнія старанія найти его оказывались напрасными до тѣхъ поръ, пока я не изслѣдовалъ свѣжихъ яицъ. Отвер-

(1) Müller's Archiv 1854 стр. 186 и слѣд.

стія микропиле такъ малы, что онѣ вѣроятно совершенно сжимаются отъ дѣйствія консервативныхъ жидкостей, стягивающихъ яйцевую капсулу; поэтому на консервированныхъ яйцахъ такъ трудно отыскать эти отверстія. По Ковалевскому, Овсянникову и Вагнеру микропиле состоитъ изъ 7 отверстій, изъ которыхъ одно лежитъ въ срединѣ всего микропильного аппарата остальные окружаютъ его въ формѣ круга (loc. cit. стр. 172). Микропильный аппаратъ стерляжьяго яйца состоитъ дѣйствительно изъ нѣсколькихъ отверстій, но не изъ семи, какъ полагаютъ Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, а изъ различнаго числа и притомъ отверстія эти лежатъ не всегда въ такомъ порядкѣ, какъ это описано упомянутыми учеными, а представляютъ весьма различное расположеніе. Изслѣдовавъ довольно значительное количество микропильныхъ аппаратовъ я не могъ найти двухъ, которые по числу отверстій и по расположенію ихъ были бы одинаковы другъ съ другомъ. На фиг. 9 А, В, С изображены для примѣра три аппарата, которыя представляютъ три различныя видоизмѣненія въ расположеніи и числѣ микропильныхъ отверстій. На одномъ изъ аппаратовъ можно замѣтить всего только 5 отверстій; другіе два состоятъ изъ 8 и изъ 13 отверстій, расположенныхъ безъ всякаго порядка. Каждое отверстіе представляетъ очень маленькую кратерообразную ямку, окруженную тонкими валиками.

*Желтокъ* представляетъ въ свѣжемъ состояніи тягучую массу, содержащую въ большемъ количествѣ капли жира и желточные зернышки. На поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ въ желткѣ можно различить нѣсколько частей, которыя представляютъ значительный морфологическій интересъ при сравненіи съ желткомъ яицъ амфибій и костистыхъ рыбъ. Въ виду того, что сегментация желтка стерляжьихъ яицъ, какъ увидимъ дальше, представляетъ интере-

сную переходную форму между частичной сегментацией костистых рыб и полной—амфибий, я считаю необходимым несколько подробнее рассмотреть строение желтка неоплодотворенного зрѣлаго яйца. Это тѣмъ болѣе необходимо, что особенности сегментации стерляжьего яйца зависят по моему мнѣнію отъ строенія желтка и отъ болѣе рѣзкаго разграниченія протолейцита и дейтолейцита, чѣмъ въ яйцахъ амфибий и поэтому я считаю нужнымъ прежде всего обратить вниманіе именно на эти двѣ составные части желтка стерляжьихъ яицъ. На продольныхъ разрѣзахъ яицъ различіе между протолейцитомъ дейтолейцитомъ<sup>(1)</sup> выступает довольно рѣзко. *Протолейцитъ* (фиг. 8 A, Sp) занимаетъ всю периферическую часть яйца и представляетъ утолщеніе на верхнемъ полюсѣ яйца; онъ состоитъ изъ мелкозернистой протоплазмической массы и содержитъ на периферіи большое количество пигмента. *Дейтолейцитъ* (фиг. 8 A, Sc) лежащій въ центральной части яйца, представляетъ напротивъ крупнозернистую массу, содержащую большое количество жира и желточныхъ зеренъ. Между обѣими этими частями не существуетъ рѣзкой границы, такъ какъ дейтолейцитъ, подходя къ периферіи яйца,

---

(1) Я долженъ замѣтить, что, употребляя эти названія, я считаю различіа между обѣими частями желтка въ морфологическомъ такъ въ физиологическомъ отношеніи болѣе количественными, чѣмъ качественными. Протолейцитъ не представляетъ исключительно образовательной желтка, такъ какъ въ пограничномъ его слои съ дейтолейцитомъ находятся желточные зернышки т. е. составная часть дейтолейцита. Дейтолейцитъ еще менѣе можетъ считаться исключительно питательнымъ желткомъ, такъ какъ основа его, въ которой заключены желточные зерна, жиръ и проч. питательная часть желтка, состоитъ изъ мелкозернистаго желтка или протолейцита. Разница между обѣими этими частями заключается въ томъ, что въ одной изъ нихъ значительно преобладаетъ мелкозернистая протоплазма (въ протолейцитѣ), въ другой—питательная часть: жиръ, желточные зерна и проч. (въ дейтолейцитѣ).

теряет свой крупнозернистый характер и мало по малу переходит въ протолейцитъ.

Протолейцитъ (фиг. 8 А. С) какъ съдѣланъ, облепляетъ всю центральную часть желтка, распространяясь на периферіи яйца и утолщается на верховъ его полюсѣ. Непрерывная часть его очень тонка и болѣе прозрачна, а на верховъ полюсѣ, пигментъ. Пигментъ ложится довольно крупными и очень неровными зѣнами и является въ формѣ мельчайшихъ темныхъ зернышекъ, которыя по мѣрѣ удаленія въ центръ болѣе и болѣе растворяются въ основной прозрачной массѣ. При болѣе крупныхъ увеличеніяхъ можно замѣтить, что въ снѣгъ и въ желтый пигментъ скопляется на периферіи яйца, самая верхняя часть яйца не содержитъ почти пигмента и является въ видѣ очень тонкой прозрачной оболочкы, лежащей толще желтой оболочкы. Основное вещество протолейцита представляетъ совершенно прозрачную массу, въ которой въ довольно значительномъ количествѣ находятся блестящіе прозрачныя зернышки. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи въ центръ, зернышки становятся крупнѣе и наконецъ въ самой границѣ съ дейтолейцитомъ, можно замѣтить ясный переходъ мельчайшихъ зернышекъ периферической части желтка въ болѣе крупныя зерна центральной. Перхнее утолщеніе протолейцита по своему строенію совершенно похоже на периферическую часть. Оно занимаетъ почти  $\frac{1}{2}$  часть длины яйца и также по мѣрѣ приближенія въ центральной части яйца становится болѣе крупнозернистымъ. Не смотря на то, что граница этой части относительно дейтолейцита такъ-же не рѣзка, какъ и въ периферической части, на спиртовыхъ препаратахъ, въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, эта верхняя часть можетъ быть весьма легко отдѣлена отъ остальной массы яйца. Иногда между этой частью и дейтолейцитомъ скопляется даже жидкость въ видѣ маленькихъ островковъ

(напр. фиг. 20), которые образуют довольно рѣзкую границу между протолейцитомъ и дейтолейцитомъ; но это явленіе должно отнести въ вліянію спирта или другихъ консервационныхъ средствъ. На яйцѣ снаружи, нижняя граница утолщенной части протолейцита составляетъ тонкое кольцо, отличающееся отъ остальной массы желтка болѣе блѣднымъ цвѣтомъ; оно было упомянуто выше.

Дейтолейцитъ, располагающійся въ срединѣ яйца (фиг. 8, Sc) характеризуется присутствіемъ большого количества желточныхъ зернышекъ и жировыхъ капель. Основное вещество его состоитъ изъ той же мелкозернистой массы, какъ и въ протолейцитѣ: присутствіе этого вещества можетъ быть легко констатировано на поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ. Жировые капли имѣютъ въ свѣжѣмъ яйцѣ сферическую форму, сильно преломляютъ свѣтъ и окрашены въ желтый цвѣтъ; на разрѣзахъ яицъ сохранныхъ въ спирту, онѣ являются въ видѣ промежутковъ различной формы—это различіе формы происходитъ вслѣдствіе сліянія капель вмѣстѣ—заклченныхъ въ массѣ основнаго вещества. Желточные зернышки имѣютъ характерную навицеллеобразную форму и лежатъ массами между жировыми каплями. Они въ свою очередь окружаются множествомъ мелкихъ, сильно преломляющихъ свѣтъ, тѣлецъ, которые очень похожи на зернышки описанныя въ протолейцитѣ. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія можно встрѣтить въ желткѣ различныя формы желточныхъ зернышекъ; во многихъ случаяхъ зернышки теряютъ свою прежнюю навицеллеобразную форму, увеличиваются въ объемъ и принимаютъ неправильныя очертанія. На основаніи наблюденій подъ многими такими измѣненными зернышками, я полагаю, что такія измѣненія предшествуютъ дробленію зернышка на нѣсколько частей. По крайней мѣрѣ, въ энтодермическихъ клѣткахъ, происходящихъ главнымъ

образомъ изъ дейтолейцита, часто можно встрѣтить на ряду съ измѣненными желточными зернышками также и обломки ихъ. По всей вѣроятности, дробленіе желточныхъ зернышекъ имѣетъ цѣлью болѣе удобную ихъ ассимилацію.

Сравнивая описанныя составныя части желтка стерляжьихъ яйцъ съ частями яйца костистыхъ рыбъ, нельзя не найти между тѣми и другими большого сходства. Въ яйцѣ костистыхъ рыбъ различаютъ, какъ извѣстно, двѣ составныя части, которыя обозначаются различно. Одну изъ этихъ частей, мелкозернистую называютъ зачаткомъ, корковымъ слоемъ или главнымъ желткомъ (Hauptdotter, Гисъ). другую питательнымъ или придаточнымъ желткомъ (Nebendotter, Гисъ). Изъ изслѣдованій Гиса <sup>(1)</sup> и Овсянникова <sup>(2)</sup> надъ яйцами костистыхъ рыбъ и Бальфора <sup>(3)</sup> и А. Шульца <sup>(4)</sup> надъ яйцами поперечноротыхъ слѣдуетъ, что какъ главный такъ и придаточный желтокъ у этихъ рыбъ участвуютъ активно въ образованіи зародыша, слѣдовательно имѣютъ значеніе образовательнаго желтка. Такимъ образомъ прежнее воззрѣніе, по которому различали питательный и образовательный желтокъ въ меробластическихъ яйцахъ, не выдерживаетъ критики. У стерлядей такое дѣленіе является еще болѣе искусственнымъ, такъ какъ у нихъ и та и другая часть участвуютъ въ процессѣ сегментаціи одинаково, не смотря на то что въ неоплодотворенномъ яйцѣ онѣ могутъ быть различаемы также ясно, какъ и у костистыхъ рыбъ. Периферическій слой протолейцита соотвѣтствуетъ корковому слою яйца костистыхъ

---

<sup>(1)</sup> His Untersuchungen über das Ei etc der Knochenfische.

<sup>(2)</sup> Owsjannikoff Über die Entwick. des Corregonus lavaretus. Melanges biolog. 1871, стр. 208.

<sup>(3)</sup> Balfour The develop. of elasmobr. Fisches, Journ. of. Anat. and Phys. T. X, ч II.

<sup>(4)</sup> Arch. für micr. Anat. T. XII.

рыбъ (названному Эллахеромъ совершенно неосновательно желточной оболочкой, Dotterhaut); верхнее утолщеніе этого слоя соотвѣтствуетъ, „зачатку“ яйца костистыхъ рыбъ (Keim нѣмецкихъ авторовъ). Дейтолейцитъ составляетъ часть гомологичную побочному желтку яйца костистыхъ рыбъ; хотя онъ дробится, тогда какъ побочный желтокъ (какъ принимаютъ) не дробится, но, какъ увидимъ въ главѣ о сегментациі, это различіе въ дѣйствительности сводится только на форму сегментациі, и не представляетъ существеннаго различія. Отношеніе протолейцита и дейтолейцита другъ къ другу въ стерляжемъ яйцѣ вполне аналогично съ отношеніемъ главнаго и побочнаго желтковъ костистыхъ рыбъ. Въ неоплодотворенномъ яйцѣ костистыхъ рыбъ „зачатокъ“ представляетъ плоскій, сплюсцивающійся къ краямъ кружокъ, обращенный внѣшнюю свою часть къ яйцевой капсулѣ, а внутреннюю часть и краями опирающійся на корковый слой (*His loc. cit* стр. 5). Наблюденія всѣхъ ученыхъ болѣе или менѣе сходны съ этимъ описаніемъ Гиса. *Фонтъ* нашелъ тоже самое въ яйцахъ *Corregonus*. *Куннберъ* у *Spinachia vulgaris* и *Belone*. *Эллахеръ* замѣчаетъ также, что границы зачатка въ яйцахъ форели очень трудно опредѣлить. Совершенно тоже отсутствіе рѣзкихъ границъ мы видимъ и въ яйцахъ стерлядей, какъ это было упомянуто прежде.

*Зародышевый пузырекъ* помѣщается у стерлядей, какъ и у костистыхъ рыбъ, въ зачаткѣ. Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ замѣчаютъ, что зародышевый пузырекъ просвѣчиваетъ черезъ верхній полюсъ яйца (*loc. cit* стр. 171), я не знаю къ какой именно стадіи развитія относится это замѣчаніе. Судя по тому, что они описываютъ верхній полюсъ яйца бѣлымъ, надо полагать, что это описаніе относится къ тому времени, когда на верхнемъ полюсѣ яйца появляется болѣе пятно, какъ это изображено на фиг. 12.

Въ это время зародышевый пузырекъ исчезаетъ, но бѣлое пятно легко можетъ быть принято за просвѣчивающій зародышевый пузырекъ. Раньше же этого я не могъ различить снаружи зародышеваго пузырька и полагаю, что едва ли онъ въ это время можетъ быть различаемъ черезъ пигментный слой протолейцита, тѣмъ болѣе, что онъ лежитъ на  $\frac{1}{4}$  mm подъ поверхностью яйца. Зародышей пузырекъ <sup>(1)</sup> представляетъ овальное жидкое тѣло, ограниченное снаружи уплотненнымъ слоемъ зачатка. Уже прежде было сказано, что зародышевый пузырекъ и въ раннихъ стадіяхъ развитія не имѣетъ собственныхъ стѣнокъ, такъ что оно собственно говоря не заслуживаетъ названія „пузырекъ“. Онъ представляетъ скорѣе полость въ массѣ зачатка, наполненную жидкимъ легко красящимся въ гематоксилинѣ веществомъ. Благодаря довольно значительной величинѣ, до 0,39 mm въ бѣльшемъ діаметрѣ, онъ можетъ быть очень легко различаемъ на разрѣзахъ невооруженнымъ глазомъ. Что касается содержимаго зародышеваго пузырька, составляющаго главную составную часть его, то на основаніи изложенныхъ въ предыдущей главѣ фактовъ легко придти къ заключенію, что оно есть смѣсь обѣихъ веществъ различаемыхъ въ ядрѣ яйцевой кѣлки: ядернаго вещества и ядернаго сока. Nucleolus, который состоялъ изъ ядернаго вещества, растворяется какъ сказано выше въ ядерномъ соку; вещество зародышеваго пузырька, послѣ этого растворенія, принимаетъ свой примитивный характеръ, свойственный самой первоначальной стадіи развитія ядра. Поэтому оно красится также хорошо гематоксилиномъ, какъ и первичное ядро.

---

<sup>(1)</sup> Въ моемъ предварительномъ сообщеніи оно названо „зародышевою полостью“.



Зародышевый пузырекъ молодыхъ яицъ находится почти въ центрѣ яйца; въ зрѣлыхъ яйцахъ, какъ описано сейчасъ, оно лежитъ въ „зачаткѣ“, слѣдовательно въ верхней части яйца. Эта разниа въ положеніи свидѣлствуетъ о томъ, что у стерлядей, какъ и у множества другихъ животныхъ (костистыхъ рыбъ (Элехеръ), амфибій (Гётте, Бамбекъ и О. Рертвичъ)) по мѣрѣ созрѣванія яйца, зародышевый пузырекъ подвигается къ поверхности яйца. Онъ не подходитъ однако у стерлядей никогда такъ близко къ поверхности яйца, какъ у другихъ упомянутыхъ животныхъ.

Большинство ученыхъ описываютъ зародышевый пузырекъ позвоночныхъ животныхъ, какъ настоящій пузырекъ, имѣющій собственную оболочку. По изслѣдованіямъ Элехера<sup>(1)</sup> зародышевый пузырекъ форели имѣетъ толстую оболочку, пронизанную поровыми каналами. Эта оболочка выходитъ вѣсть съ содержимымъ и является на поверхности зачатка въ видѣ круглаго, плоскаго покрывала. Гётте<sup>(2)</sup> описываетъ также оболочку на зародышевомъ пузырькѣ *Wombinator igneus*; при переходѣ пузырька изъ центра яйца къ периферіи, оболочка остается на прежнемъ мѣстѣ пузырька и тамъ исчезаетъ. О. Рертвичъ<sup>(3)</sup> полагаетъ напротивъ что весь зародышевый пузырекъ у амфибій съ оболочкой совершаетъ странствіе отъ центра яйца къ периферіи; онъ находился въ пузырькахъ лежащихъ непосредственно подъ поверхностью желтка—оболочку.

Строеніе зародышеваго пузырька стерлядей не соотвѣтствуетъ ни одному изъ этихъ описаній и согласуется напротивъ съ взглядомъ Фолля, высказаннымъ въ его прекрасныхъ изслѣдованіяхъ о началѣ развитія различныхъ жи-

(<sup>1</sup>) Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. XXII стр. 406.

(<sup>2</sup>) Entwicklungsgeschichte der Unke.

(<sup>3</sup>) Morphol. Jahrbuch Bd. III,



### Г Л А В А III.

#### ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И СЕГМЕНТАЦІЯ.

Матеріалъ для изученія различныхъ стадій развитія стерлядей получается при помощи искусственнаго оплодотворенія яицъ, которое обыкновенно удается весьма легко и состоитъ въ томъ, что легкимъ давленіемъ заставляютъ самку выносить яйца, самца—выбрасывать сѣмя. Яйца, выпавшія изъ полового отверстія самки, падаютъ на дно приготовленнаго съ этой цѣлью сосуда и тотчасъ же прилипаютъ къ нему, благодаря присутствію описанной въ предыдущей главѣ гранулозной оболочки. Въ такомъ видѣ, прилѣпленные къ дну тарелки, яйца развиваются обыкновенно весьма успѣшно, весьма годны для перевозки на дальнія разстоянія и совершенно не страдаютъ отъ перевозки.

На свѣжихъ яйцахъ можно уже наблюдать весьма многія и важныя эмбріональныя явленія, что и было сдѣлано моими предшественниками. Для изученія же анатомическаго строенія зародыша въ различныхъ стадіи его развитія, необходимо оплотнѣніе яицъ, чтобы сдѣлать ихъ пригодными для разрѣзовъ. При выборѣ жидкостей для оплотнѣнія особенно первыхъ стадій развитія зародыша, а именно сегментирующихся яицъ, надо быть очень осторожнымъ. При началѣ моихъ занятій я употреблялъ для всѣхъ стадій развитія мюллеровскую жидкость и перекладывалъ яйца пролежавшія известное время въ мюллеровской жидкости—въ спиртъ. Для такихъ яицъ, въ которыхъ сегментация уже кончилась и идетъ образованіе зародышевыхъ листовъ, эта манипуляція даетъ очень хорошіе результаты; для сегментирующихся яицъ она совершенно не пригодна, какъ я убѣдился впоследствии. Поперечные разрѣзы сегментирующихся яицъ, окрѣпшихъ въ

миллеровской жидкости, или въ хромовой кислотѣ, представляютъ картины совершенно подобныя тѣмъ, которыя были описаны Штриккеромъ <sup>(1)</sup> для яйца форели и которыя Штриккеръ объяснилъ какъ почкованіе сегментныхъ клѣтокъ. Сравнивши яйца обрѣпшія въ упомянутыхъ жидкостяхъ съ свѣжими яйцами въ періодѣ сегментации, я пришелъ къ такому же заключенію, какъ Эллахеръ <sup>(2)</sup>, провѣрившій наблюденія Штриккера; я убѣдился, что яйца въ этомъ періодѣ весьма сильно измѣняются отъ дѣйствія хромовой кислоты: сегментныя клѣтки сжимаются, даютъ отростки и являются на разрѣзахъ въ такой формѣ, которая легко можетъ подать поводъ къ заключенію, подобному Штриккеровскому. Поэтому я клалъ яйца въ спиртъ, или же варилъ ихъ и затѣмъ обрабатывалъ хромовой кислотой. Тотъ и другой способъ ведутъ въ одному результату: яйца умираютъ мгновенно и вслѣдствіе этого сегментныя клѣтки не имѣютъ времени измѣнить свою форму. Я предпочитаю обработку яицъ спиртомъ, такъ какъ при вареніи ихъ и оплотненіи затѣмъ хромовой кислотой, онѣ дѣлаются очень рассыпчатыми.

Изъ того, что было сказано въ предыдущей главѣ о строеніи яйца ясно, что яйцо вышедшее изъ полового отверстия самки состоитъ изъ слѣдующихъ частей: 1) оболочекъ (гранулозной, хоріона и желточной), 2) крупнозернистой центральной желточной массы (питательнаго желтка), 3) зачатка, переходящаго въ корковый слой, состоящаго изъ мелкозернистой массы и заключающаго зародышевый пузырекъ, названный мною въ предварительномъ сообщеніи „зародышевой плотностью“, по причинѣ отсутствія на немъ оболочки. Изъ всѣхъ этихъ частей наиболѣе дѣтельными въ

---

<sup>(1)</sup> Wien. Sitzungsberichte. 1865 Bd. 31 II

<sup>(2)</sup> Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie Bd. XII

первое время развитія являются зачатокъ и зародышевый пузырькъ. Для болѣе легкаго пониманія явленій, происходящихъ въ этихъ двухъ частяхъ до оплодотворенія, я считаю не лишнимъ напомнить, что зачатокъ въ свѣже-положенномъ яйцѣ состоитъ изъ плотной мелкозернистой массы, которая уплотняется еще болѣе вокругъ зародышеваго пузырька. Вещество зародышеваго пузырька представляетъ совершенно однородную массу, плотнѣющую въ спирту и хорошо окрашивающуюся гематоксилиномъ.

Черезъ  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  часа послѣ откладыванія яйца, въ зачаткѣ можно замѣтить уже значительныя измѣненія (фиг. 11). Яйцо еще не оплодотворено, или по крайней мѣрѣ не имѣетъ никакихъ признаковъ, указывающихъ на его оплодотвореніе. Самое важное измѣненіе, которое замѣчается на поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 11) яицъ въ такихъ первоначальныхъ стадіяхъ развитія есть отсутствіе зародышеваго пузырька. Зародышевый пузырькъ исчезаетъ. Въ связи съ этимъ исчезновеніемъ становятся замѣтными измѣненія въ массѣ зачатка. Мелкозернистое вещество зачатка, которое въ свѣжеположенныхъ яйцахъ является плотнымъ, заключается въ настоящее время множество мелкихъ промежутокъ различной формы, наполненныхъ однородной массой, хорошо окрашивающеюся гематоксилиномъ и очень похожею на вещество бывшаго зародышеваго пузырька. Промежутки эти имѣютъ видъ островковъ, разсѣянныхъ въ веществѣ зачатка. (фиг. 11 N).

Исчезаніе зародышеваго пузырька, которое было замѣчено уже старыми эмбриологами, представляетъ, какъ показываетъ огромное большинство новѣйшихъ изслѣдованій, явленіе чрезвычайно распространенное. Въ настоящее время извѣстно множество фактовъ, которые доказываютъ несомнѣнно, что у всѣхъ животныхъ зародышевый пузырькъ ис-

чезаетъ или совершенно, или только отчасти и что это исчезаніе совершается обыкновенно до оплодотворенія яйца. Какимъ образомъ однако совершается это исчезаніе? что дѣлается при этомъ съ зародышевымъ пузырькомъ? выходитъ ли онъ наружу яйца, или тѣмъ или другимъ способомъ растворяется въ массѣ яйца?—это вопросы, которые требуютъ болѣе подробнаго изслѣдованія. Для разрѣшенія подобныхъ вопросовъ необходимъ прежде всего удобный матеріалъ, а именно яйца такихъ животныхъ, у которыхъ можно подъ микроскопомъ прослѣдить постепенный ходъ измѣненій той или другой части. Результаты, добытыя на такомъ матеріалѣ очень часто разомъ освѣщаютъ множество извѣстныхъ уже фактовъ, для объясненія которыхъ существующихъ только догадки. Стерляжи яйца въ этомъ случаѣ совершенно не удовлетворяютъ подобнымъ требованіямъ; онѣ непрозрачны, слѣдовательно представляютъ большія трудности для наблюденій надъ внутренними измѣненіями, совершающимися въ нихъ. Поэтому для разъясненія способа исчезанія зародышеваго пузырька обратимся къ существующимъ на этотъ счетъ даннымъ, извѣстнымъ относительно другихъ животныхъ. Мы увидимъ, что описанныя явленія въ стерляжемъ яйцѣ находятъ себѣ объясненія въ аналогичныхъ явленіяхъ другихъ животныхъ.

Относительно способа исчезанія зародышеваго пузырька существуютъ въ наукѣ различныя взгляды, которые могутъ быть соединены въ двѣ группы. Одни ученые принимаютъ, что зародышевый пузырекъ выталкивается *in toto* наружу, другіе утверждаютъ, что вещество зародышеваго пузырька расплывается въ массѣ желтка и принимаетъ участія въ образованіи нѣкоторыхъ, неизмѣняющихъ прямаго отношенія къ развитію, продуктовъ яйца, какъ напр. такъ называемыхъ полярныхъ пузырьковъ (*Richtungs bläschen*) червей и моллюсковъ,

„волеобразнаго тѣла“ (Schleierförmiger Körper) у амфибій и проч.

Представителемъ перваго взгляда можетъ служить *Эммахеръ* <sup>(1)</sup>, который наблюдалъ выталкиваніе зародышеваго пузырька на яйцахъ форелей и пришелъ на основаніи своихъ наблюденій къ тому заключенію, что этотъ способъ изчезанія зародышеваго пузырька свойственъ всѣмъ позвоночнымъ животнымъ. Дальнѣйшія наблюденія далеко не подтвердили этого взгляда. Такъ *Бальфуръ* <sup>(2)</sup> въ своихъ прекрасныхъ наблюденіяхъ надъ развитіемъ поперечноротыхъ рыбъ принимаетъ, что выталкивается наружу только оболочка зародышеваго пузырька, самое же вещество послѣдняго поглощается яйцомъ. Это заключеніе *Бальфура* вполне согласно съ большинствомъ наблюденій сдѣланныхъ въ послѣднее время надъ яйцами какъ позвоночныхъ, такъ и беспозвоночныхъ животныхъ.

Въ настоящее время положительно извѣстно, что у амфибій зародышевой пузырекъ не выталкивается наружу. По крайней мѣрѣ ни одинъ изъ новѣйшихъ наблюдателей, какъ *Гетте* <sup>(3)</sup>, *Бамбекъ* <sup>(4)</sup> и *О. Гертвигъ* <sup>(5)</sup>, принадлежать самыя подробныя изслѣдованія относительно первыхъ процессовъ развитія амфибій, не видѣлъ выталкиванія зародышеваго пузырька. Тоже самое можно сказать и относительно большинства беспозвоночныхъ животныхъ, относительно которыхъ имѣются въ настоящее время весьма важныя и интересныя наблюденія *О. Гертвига*, *Фоля*, *Бюкли* и др.

---

<sup>(1)</sup> Arch. für microsc. Anatomie Bd. VIII.

<sup>(2)</sup> The Journ. of Anat. and Physiology Vol X Part I стр. 381.

<sup>(3)</sup> Entwicklungsgeschichte der Unke.

<sup>(4)</sup> Bull. de l'Acad. Royale des sciences etc. de Belgique. T. XXX 1871 и T. XLI 1876.

<sup>(5)</sup> Morphol. Jahrbuch Bd III.

Въ высшей степени важны для объясненія этихъ явленій, происходящихъ въ яйцѣ въ первый періодъ развитія, — наблюденія *Фолля* <sup>(1)</sup> надъ яйцами эхинодермовъ. Яйца эхинодермовъ представляютъ въ этомъ отношеніи чрезвычайно удобные объекты для изслѣдованія, которыя благодаря своей прозрачности допускаютъ самыя точныя наблюденія первыхъ процессовъ развитія. По наблюденіямъ *Фолля* черезъ нѣсколько минутъ послѣ выхода яйца въ воду, зародышевый пузырекъ теряетъ свое сферическое очертаніе: оболочка его образуетъ множество складовъ и за тѣмъ растворяется въ массѣ желтка. Зародышевое пятнышко также сперва теряетъ свои контуры и въ послѣдствіе совершенно исчезаетъ: оно растворяется въ массѣ желтка. Послѣ растворенія оболочки зародышевого пузырька, вещество послѣдняго представляетъ неправильное тѣло безъ опредѣленныхъ очертаній; часть его подвигается къ периферіи яйца и участвуетъ въ образованіи пузырьковъ направленія, другая же остается и переходитъ въ такъ наз. *эктогенное* ядро, о которомъ рѣчь впереди. Прежнія наблюденія *О. Гермиана* <sup>(2)</sup> и *Вачз-Бенедикта* <sup>(3)</sup>, по которымъ зародышевый пузырекъ у морскихъ ежей и морскихъ звѣздъ выталкивается наружу, *Фолль* объясняетъ какъ аномальныя явленія, происходящія въ слѣдствіе сильнаго притягиванія яицъ стеклышкомъ. Онъ только при такихъ условіяхъ видѣлъ выталкиваніе зародышевого пузырька изъ яйца <sup>(4)</sup>.

---

<sup>1</sup> Archives des sciences physiques et naturelles 1877. Avril. стр. 19 и слѣд.

<sup>2</sup> Mikroskop. JOURNAL Bd. I.

<sup>3</sup> Bull. de l'Acad. etc de Belgique T. XII.

<sup>4</sup> Въ послѣднее время *Г. Гермианъ* пришелъ къ результатамъ совершенно противоположнымъ съ результатами *Фолля*.



Аналогично съ указаннымъ наблюденіемъ *Фолля* надъ морскими звѣздами, происходитъ исчезаніе зародышеваго пузыря у стерлядей. Зародышевый пузырекъ стерлядей расплывается въ массѣ желтка и является въ видѣ островковъ однородной массы разсѣянныхъ въ мелкозернистомъ веществѣ зачатка. Въ пользу того что эти островки происходятъ изъ зародышеваго пузыря говоритъ полное сходство вещества ихъ съ однороднымъ веществомъ зародышеваго пузыря, а также то, что они появляются только послѣ исчезанія зародышеваго пузыря.

Послѣ исчезанія зародышеваго пузыря, яйцо представляютъ клетку лишенную ядра. Подобное состояніе яйца извѣстно относительно многихъ животныхъ, изслѣдованныхъ въ эмбриологическомъ отношеніи. Извѣстно также, что послѣ исчезанія зародышеваго пузыря въ яйцѣ образуется новое ядро, которое принимаетъ участіе въ сегментации и можетъ быть названо первымъ сегментационнымъ ядромъ. До послѣдняго времени неизвѣстно было однако: какимъ образомъ происходитъ это новое ядро? Этотъ вопросъ выясненъ относительно многихъ животныхъ, благодаря блестящимъ работамъ нѣсколькихъ ученыхъ, между которыми первое мѣсто занимаютъ: Ауэрбахъ, Штрассбургеръ, Бюкли, О. Гертвигъ и Фоль. Послѣ цѣлаго ряда изслѣдованій обнаружился въ высшей степени замѣчательный фактъ, а именно, что образованіе перваго сегментационнаго ядра представляетъ цѣлый рядъ въ высшей степени важныхъ явленій, которыя вызываются процессомъ оплодотворенія т. е. прониканіемъ сперматозоида внутрь яйца. Сперматозоидъ кладетъ начало образованію ядра въ яйцѣ, которое составляетъ часть будущаго сегментационнаго ядра и называется сѣмяннымъ ядромъ (О. Гертвигъ) или мужескимъ пронуклеусомъ (Ванъ-Бенеденъ). Ранѣе образованіе этого мужскаго ядра въ яйцѣ

образуется другое же тѣло которое называется **яйцевымъ ядромъ** (О. Гертвигъ) или **женскимъ провуклеусомъ** (Ванъ-Бенеденъ). Совокупленіе или полное сліяніе обѣихъ этихъ ядеръ ведетъ къ образованію перваго сегментаціоннаго ядра, которое является, слѣдовательно, какъ результатъ соединенія сперматозоида съ частью яйца, или, другими словами, какъ продуктъ сліянія частички отцовскаго (сперматозоида) и материнскаго (яичка или яйцевого ядра) организмовъ.

Доказательство активнаго участія сѣмяннаго тѣльца въ образованіи перваго сегментаціоннаго ядра, изъ котораго образуются всѣ послѣдующія ядра развивающагося животнаго организма, составляетъ одно изъ важнѣйшихъ пріобрѣтеній эмбриологій послѣдняго времени. Образованіе мужскаго ядра, совокупленіе его съ женскимъ и т. д. суть факты, которые не только выясняютъ сущность акта оплодотворенія яйца и значеніе этого акта для дальнѣйшаго развитія, но имѣютъ также громадное значеніе для объясненія многихъ важныхъ біологическихъ явленій, какъ наследственность и проч. Поэтому я обратилъ при своихъ изслѣдованіяхъ особенное вниманіе на первыя стадіи развитія зародыша и именно на образованіе перваго сегментаціоннаго ядра. Такъ какъ при этомъ я долженъ былъ производить свои наблюденія на яйцахъ, положенныхъ въ извѣстныя стадіи развитія въ спиртъ, то конечно я не могъ прослѣдить этотъ процессъ съ такими подробностями, какъ это было сдѣлано *Фолемъ, О. Гертвигомъ* и друг. относительно оплодотворенія эхинодермовъ, у которыхъ весь процессъ можетъ быть легко прослѣженъ на живомъ яйцѣ подъ микроскопомъ. Мнѣ удалось констатировать происхожденіе перваго сегментаціоннаго ядра черезъ сліяніе двухъ ядеръ, и хотя я не могъ прослѣдить начало образованія мужскаго провуклеуса, я убѣдился, что появленіе двухъ ядеръ находится въ прямой зависимости отъ оплодотворенія.

Черезъ часъ послѣ оплодотворенія становятся замѣтными первыя измѣненія въ яйцѣ. На верхнемъ полюсѣ яйца появляется бѣлое пятно съ весьма неясными очертаніями, которое лежитъ въ видѣ маленькаго облачка на темной поверхности зачатка (фиг. 12 Schek). Въ самомъ полѣ яйца это бѣлое пятно яснѣе, чѣмъ далѣе къ периферіи, гдѣ края его мало по малу теряются. Это послѣднее обстоятельство зависитъ отъ того, что слой вещества, выдѣляемый яйцомъ на верхнемъ полюсѣ яйца и кажущійся съ поверхности въ видѣ бѣлаго пятна, толще по срединѣ и мало по малу утончается къ краямъ.

На поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 13, 14, 15, 16, Schlk) это бѣлое пятно является въ видѣ слоя прозрачнаго однороднаго вещества, полулунной формы и тѣсно прилегающаго къ поверхности желтка. Въ центрѣ, т. е. какъ разъ на верхнемъ полюсѣ яйца, описываемая прозрачная масса видѣется въ массу зачатка въ видѣ воронки и теряется на извѣстной глубинѣ въ мелкозернистомъ веществѣ зачатка.

Прозрачное вещество составляетъ новообразование, существующее только во время оплодотворенія яйца; это видно изъ того, что до этого времени поверхность яйца не имѣетъ подобнаго покрова, а по прошествіи оплодотворенія упомянутый слой прозрачнаго вещества мало по малу всасывается. Отношеніе этого слоя къ зачатку показываютъ далѣе, что оно составляетъ выдѣленіе послѣдняго. Между тѣмъ и другимъ не существуетъ никакой границы: периферическій пигментный слой зачатка непосредственно переходитъ въ описанный слой прозрачной массы. На границѣ между обоими слоями, пигментныя зернышки располагаются гораздо рѣже, что и обуславливаетъ постепенность перехода и отсутствіе границы между зачаткомъ и новообразованнымъ веществомъ. Послѣднее относится къ зачатку совер-

шенно также какъ тонкій протоплазмическій ободокъ, описанный въ зрѣломъ яйцѣ и составляющій наружную часть коркового слоя яйца.

Что образованіе однороднаго вещества происходитъ именно во время періода оплодотворенія, въ этомъ можно легко убѣдиться на разрѣзахъ. На поверхности упомянутого вещества находится обыкновенно очень большое количество сѣмянныхъ тѣлъ, которыя прилипаютъ къ яйцу и весьма хорошо сохраняются на спиртовыхъ препаратахъ. Въ самой массѣ вещества часто можно замѣтить хвостики сперматозоитовъ, тогда какъ вся поверхность яйца усѣяна массою головокъ. Изслѣдованіе внутренняго строенія зачатка, о которомъ сейчасъ будетъ рѣчь, показываетъ что оплодотвореніе уже совершилось, внутри яйца находятся уже слѣды оплодотворенія. Изъ этого слѣдуетъ, что въ актѣ оплодотворенія участвуютъ не всѣ сперматозонды проникающіе черезъ оболочку яйца. Большая часть ихъ остается на поверхности прозрачнаго слоя, выделяемаго яйцомъ и по всей вѣроятности мало по малу умираетъ.

Яйца стерлядей, которыя по своей непрозрачности допускаютъ наблюденія оплодотворенія только при помощи разрѣзовъ, представляютъ весьма неудобный объектъ для рѣшенія вопроса: участвуютъ ли въ оплодотвореніи яйца одинъ сперматозондъ или нѣсколько? Большинство наблюдателей, изслѣдовавшихъ этотъ вопросъ на яйцахъ доступныхъ наблюденію въ живомъ состояніи, пришли къ заключенію, что при оплодотвореніи принимаетъ участіе только одинъ сперматозондъ; но наблюденіямъ *Фоля* <sup>(1)</sup> оказывается даже, что проникновеніе нѣсколькихъ сперматозондовъ ведетъ за собою

---

<sup>(1)</sup> Morph. Jahrbuch Bd. III

ненормальное развитіе и образованіе уродливыхъ формъ. Не имѣя наблюденій надъ проникновеніемъ сперматозондовъ внутрь яйца, я считаю однако à priori весьма возможнымъ и для стерлядей участіе одного только сперматозоида въ процессѣ оплодотворенія и нахожу косвенное доказательство этому въ упомянутомъ сейчасъ бездѣйствіи громаднаго количества сперматозондовъ.

Сравнивая описанный прозрачный слой, выделяемый яйцомъ во время оплодотворенія, съ различными образованіями, появляющимися въ тотъ же періодъ у другихъ животныхъ, мы находимъ наибольшее сходство этого слоя съ тѣломъ, появляющимся на яйцахъ у лягушекъ и описаннымъ *О. Гертвигомъ* <sup>(1)</sup> подъ именемъ „воалеобразнаго тѣла“ (*Schleierförmiger Körper*). Последнее образуется также какъ и первое только на верхнемъ полюсѣ яйца и при томъ только во время оплодотворенія. *О. Гертвигъ* и *Бамбекъ* полагаютъ, что этотъ слой (желтый слой Бамбека) есть остатокъ зародышеваго пузырька, который выдавливается наружу. Это мнѣніе основывается главнымъ образомъ на сходствѣ желтаго слоя съ веществомъ зародышеваго пузырька. Такое же сходство можно замѣтить также и въ яйцахъ стерлядей, гдѣ прозрачный слой, образуемый яйцомъ и соответствующій желтому слою батрахій (*schleierförmiger Körper*), также легко красится гематоксилиномъ, какъ и вещество зародышеваго пузырька и также безструктуренъ, какъ послѣднее. У стерлядей этотъ слой представляетъ однако одну существенную разницу отъ желтаго слоя амфибій, а именно тѣсное соединеніе съ веществомъ зачатка. У амфибій желтый слой налегаетъ на поверхность яйца и отдѣляется отъ послѣдней рѣзкимъ контуромъ; у стерлядей эти обѣ части яйца совершенно нераздѣлены. Вслѣдствіе этого мнѣ кажется болѣе

вѣроятнымъ что желтый слой стерлядей происходитъ скорѣе вслѣдствіе разбуханія поверхностнаго надпигментнаго слоя зачатка, хотя я не отвергаю, что въ образованіи его можетъ принимать также и содержимое зародышеваго пузырька, которое, какъ описано выше, расплывается въ массѣ зачатка.

Переходимъ къ изслѣдованію внутренняго строенія зачатка, которое въ этой стадіи представляетъ въ высшій степени замѣчательныя измѣненія. Первое, что бросается въ глаза даже при поверхностномъ обзорѣ препаратовъ есть измѣненіе пигментнаго слоя. Послѣдній чрезвычайно сильно утолщается, при чемъ наиболѣе утолщенная часть его занимаетъ верхній полюсъ яйца. Отсюда пигментъ проникаетъ внутрь зачатка и доходитъ въ видѣ цилиндрической полосы, состоящей изъ множества тонкихъ пигментныхъ струекъ, до середины толщины зачатка. Здѣсь пигментная полоса прекращается и оканчивается въ большинствѣ случаевъ рѣзкой горизонтальной линіей. Отношеніе пигментнаго слоя къ описанному выше прозрачному слою можно опредѣлить на разрѣзахъ, проходящихъ какъ разъ черезъ полюсъ яйца. На такихъ препаратахъ можно замѣтить, что пигментный слой въ самомъ центрѣ поверхности зачатка углубляется въ видѣ кратера съ закругленными краями. Это углубленіе выполнено прозрачнымъ слоемъ и именно среднею конусообразною частью его, которая запираетъ углубленіе въ видѣ пробки и затѣмъ разливается по периферіи яйца. Какъ средняя, такъ и периферическія части прозрачнаго слоя непосредственно соединяются съ пигментнымъ слоемъ; между тѣмъ и другимъ, какъ сказано выше, нѣтъ рѣзкой границы.

Пигментная полоска внутреннимъ своимъ концомъ упирается въ прозрачное блѣдное пятно, окруженное отчасти пигментными зернышками. Это пятно (фиг. 13 Рпп), состоящее изъ бѣлой мелкозернистой массы и не имѣющее снаружи

оболочки, какъ показываютъ слѣдующія стадіи развитія, представляетъ одно изъ ядеръ (или такъ наз. пронуклеусъ), принимающихъ участіе въ образованіи перваго сегментаціоннаго ядра. Важная роль, которую играетъ это образованіе въ дальнѣйшемъ развитіи и именно въ первыхъ измѣненіяхъ яйца, заставляетъ насъ остановиться на немъ нѣсколько долѣе и прослѣдить подробнѣе тѣ измѣненія, которыя ведутъ за собою образованіе перваго сегментаціоннаго ядра.

Фиг. 13, 13 А, 14, 14 А, 15, 15 А и 16, 16 А представляютъ различныя стадіи развитія перваго сегментаціоннаго ядра начиная съ того момента, когда въ зачаткѣ находится всего одинъ только пронуклеусъ и кончая процессомъ сліянія двухъ пронуклеусовъ въ одно общее сегментаціонное ядро. Время появленія перваго пронуклеуса (фиг. 13 Рпш) позволяетъ опредѣлить значеніе его т. е. рѣшить вопросъ составляетъ ли онъ мужскую или женскую часть будущаго сегментаціоннаго ядра. Пронуклеусъ въ стадіи изображенной на фиг. 13, является только тогда, когда замѣтны снаружы первые признаки оплодотворенія: на поверхности прозрачнаго слоя находится въ это время, какъ сказано выше, множество сѣмянныхъ тѣлъ. Другаго ядра не существуетъ; оно образуется позже и, какъ увидимъ ниже, не на периферіи яйца, гдѣ обыкновенно образуется мужескій пронуклеусъ, а внутри зачатка, гдѣ появляется женскій пронуклеусъ. Эти данныя служатъ довольно ясными указаніями на то, что ядро, появляющееся въ стадіи фиг. 13 есть мужескій пронуклеусъ. По *Гертвигу*, у лягушекъ внутри мужескаго пронуклеуса лежитъ пузырекъ или вакуола, которая есть остатокъ головки сѣмяннаго тѣла. Присутствіе такого „*Spermatopern*“, какъ называетъ его *Гертвигъ*, могло бы служить лучшимъ доказательствомъ того что это ядро, есть мужескій пронуклеусъ, и наоборотъ отсутствіе—опро-

верженіемъ этого мнѣнія, если бы „Spermakern“ Гертвига находился во всѣхъ мужескихъ пронуклеусахъ. Большинство наблюдателей не находило его и склоняется по этому къ мнѣнію, что головка сперматозоида не сохраняется, какъ это принимаетъ *Гертвигъ*, а растворяется въ протоплазмѣ яйца. У стерлядей, въ описываемой стадіи, я не могъ найти внутри пронуклеуса ничего, чтобы могло подать мысль о сохраненіи головки сперматозоида. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, на нѣкоторыхъ препаратахъ (фиг. 15 А и 16 А) внутри одного изъ ядеръ было замѣтно блестящее тѣло, которое можетъ быть и составляетъ остатокъ головки сперматозоида; случайное появленіе этого тѣла указываетъ на то, что присутствіе его не есть необходимое условіе существованія мужскаго пронуклеуса.

Зачатокъ, въ которомъ лежитъ описанное сейчасъ ядро представляетъ очень мало измѣненій сравнительно съ предыдущей стадіею развитія. Онъ состоитъ изъ мелкозернистой массы, въ которой островками разбѣяно прозрачное вещество, похожее на вещество зародышеваго пузырька. Эти островки (фиг. 13 Lc) подходятъ къ самому пронуклеусу и не представляютъ въ этой стадіи никакихъ особыхъ измѣненій. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 14 и 14 А) количество островковъ, группирующихся возлѣ мужскаго пронуклеуса, увеличивается и, что еще важнѣе, одинъ изъ этихъ островковъ, лежащій какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ впоследствии является женскій пронуклеусъ, нѣсколько измѣняется. Онъ имѣетъ довольно правильныя очертанія, а именно представляетъ форму удлиненнаго овала, расширяющагося нѣсколько по направленію къ мужскому пронуклеусу. Пигментная полоска, которая прерывалась въ прошедшей стадіи развитія у верхняго края мужскаго пронуклеуса, расширяется теперь въ сторону и начинаетъ покрывать расширенную часть



упомянутого островка. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 15 и 15 А), на томъ же самомъ мѣстѣ гдѣ находился описанный островокъ, находится ядро совершенно похожее по своему строенію на мужскій пронуклеусъ (фиг. 12 и 15 А, Pnf). Пигментная полоска, подходя къ обоимъ ядрамъ, прежнему и появившемуся въ описываемой стадіи, окружаетъ переднія края ихъ и въ видѣ черточки отходитъ въ стороны. Промежутокъ между ядрами занятъ мелкозернистымъ веществомъ зачатка и пигментными зернышками. Строеніе обоихъ ядеръ совершенно тоже какъ и прежняго мужскаго пронуклеуса; оба ядра состоятъ изъ мелкозернистой массы. Наблюдая различныя препараты изъ этой стадіи развитія, можно замѣтить, что промежутокъ между обоими ядрами мѣняется; на нѣкоторыхъ препаратахъ онъ является въ видѣ весьма узкаго мыса, состоящаго изъ вещества зачатка. Очевидно что оба ядра приближаются другъ къ другу.

Въ слѣдующей стадіи (фиг. 16 и 16 А) вмѣсто двухъ описанныхъ ядеръ, является уже одно. На удачныхъ поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться въ томъ, что это ядро произошло отъ сліянія двухъ прежнихъ пронуклеусовъ. Оно представляетъ слѣды этого сліянія въ томъ, что въ средней своей части оно перетянута и имѣетъ вслѣдствіе этого форму 8. Въ одной половинѣ его можно также иногда найти упомянутое уже блестящее тѣльце.

Два первые ядра, равно какъ и ядро происшедшее черезъ сліяніе ихъ, лежатъ не на продольной оси яйца, но нѣсколько уклоняются отъ послѣдней (фиг. 17). Послѣ сліянія мужскаго и женскаго пронуклеусовъ, когда исчезаетъ даже выемка обозначающая границу ихъ, новое ядро под-

выгается къ срединѣ зачатка и ложится на продольной оси яйца (фиг. 18). Эта перемяна положенія происходитъ вѣроятно отъ сокращенія зачатка. Новое ядро, происшедшее черезъ сліяніе двухъ прежнихъ есть *первое сегментаціонное ядро*; оно дѣлится при сегментаціи желтка и потомъ его переходятъ въ ядра эмбріональныхъ клѣтокъ, а слѣдовательно и клѣтокъ взрослого организма.

Дѣленіе желтка становится въ первый разъ замѣтнымъ черезъ два часа послѣ оплодотворенія яйца. Благодаря сильной пигментаціи краевъ первой бороздки можно простымъ глазомъ различать два первыхъ сегментные шара, которые появляются на верхнемъ полюсѣ яйца.

Изъ изслѣдованій Ковалевскаго, Овсянникова и Вагнера (loc. cit стр. 172) стало извѣстнымъ, что яйцо стерлядей проходитъ полную сегментацію. Эти ученые говорятъ: „Сегментація (стерлядей) полная, такая же какъ у миногъ и батрахій. Сначала все яйцо дѣлится меридіональною бороздкою на двѣ части; вторая бороздка перекрещиваетъ первую. На томъ полюсѣ, гдѣ началось первое дѣленіе, образуется экваторіальная бороздка, которая дѣлитъ желтокъ на новые сегменты“.

Этотъ, описанный моими предшественниками, порядокъ сегментаціи, подтверждается моими изслѣдованіями въ томъ только отношеніи, что у стерлядей яйцо дѣлится вполне и, такъ какъ верхняя часть яйца (зачатокъ) дробится гораздо скорѣе чѣмъ нижняя (крупнозернистый желтокъ), то сегментаціи стерлядей очень напоминаютъ сегментацію амфибій и миногъ. Слѣдя однако за первыми стадіями сегментаціи стерляжьего яйца, можно убѣдиться, что этотъ процессъ представляетъ много интересныхъ и важныхъ въ морфологическомъ отношеніи особенностей, сравнительно съ сегментаціей названныхъ животныхъ. Въ концѣ главы я поста-

раюсь сдѣлать оцѣнку этихъ первыхъ стадій сегментаціи стерляжьяго яйца, а теперь перехожу къ ихъ описанію.

Первая бороздка, какъ сказано выше, появляется на верхнемъ полюсѣ яйца; она не распространяется однако тотчасъ же на нижнюю поверхность яйца, какъ утверждаютъ Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, но доходитъ только до границы зачатка. Прежде чѣмъ она перейдетъ на нижнюю часть яйца на зачаткѣ образуются еще новыя бороздки. *Первыя стадіи сегментаціи стерляжьяго яйца заключаются въ раздѣленіи зачатка.* На спиртовыхъ препаратахъ можно очень легко въ этомъ убѣдиться, такъ какъ зачатокъ яицъ, пролежавшихъ нѣкоторое время въ спирту, очень легко отдѣляется иголочками отъ нижней части яйца (крупнозернистаго желтка). Первая бороздка (фиг. 19 Fr) проходитъ какъ разъ черезъ самый центръ зачатка и именно черезъ описанное выше воронкообразное углубленіе, образующееся во время оплодотворенія. Въ этомъ можно убѣдиться уже при наружномъ осмотрѣ зачатка на основаніи распредѣленія пигмента и на основаніи формы самой борозды. Бороздка, дѣлящая зачатокъ на двѣ части, расширена посрединѣ и именно въ той части поверхности зачатка, гдѣ мы встрѣтили, во время оплодотворенія яйца, воронкообразное углубленіе. Края этого послѣдняго были сильно пигментированы; тоже самое мы видимъ теперь и на краяхъ бороздки. Такъ какъ пигментная полоска, появляющаяся во время оплодотворенія яйца, послѣ образованія перваго сегментаціоннаго ядра ложится какъ разъ по продольной оси яйца, то вслѣдствіе прохожденія первой бороздки черезъ центръ зачатка, мы можемъ а priori ожидать, что бороздка пройдетъ какъ разъ черезъ пигментную полоску. Въ этомъ можно легко убѣдиться на разрѣзахъ зачатка.

Поперечные разрѣзы черезъ зачатокъ (фиг. 20) въ этой стадіи развитія представляютъ весьма поучительный объектъ, такъ какъ на нихъ можно видѣть не только направленіе и величину бороздки, но также и дѣленіе перваго сегментаціоннаго ядра и образованіе ядеръ первыхъ двухъ сегментныхъ клѣтокъ. На поверхности зачатка находится пигментный слой, который сравнительно съ предыдущей стадіей развитія нѣсколько тоньше, хотя въ центрѣ (серединѣ) зачатка также какъ и прежде вдается внутрь въ видѣ пигментной полосы. Эта полоса лежитъ какъ разъ подъ верхнимъ полюсомъ яйца и прорѣзывается довольно тонкой щелеобразной бороздой, края которой ограничены пигментнымъ слоемъ. Глубина до которой доходитъ бороздка внутри зачатка незначительна; зачатокъ прорѣзывается бороздкой только до половины своей толщины. Какъ разъ подъ нижнимъ концомъ борозды лежитъ первое сегментаціонное ядро, форма котораго ясно указываетъ на начинающійся процессъ его дѣленія; оно удлиняется и лежитъ обѣими своими половинами въ обѣихъ отдѣляющихся сегментныхъ клѣткахъ. Средняя часть ядра, лежащая подъ бороздой, утолщена; боковыя части принимаютъ булавообразную форму, оканчиваются въ обѣихъ сегментныхъ клѣткахъ утолщеніями. Это состояніе сегментаціоннаго ядра у стерлядей весьма похоже на описанныя *Гетте* и *О. Гертвигомъ* стадіи дѣленія перваго ядра у лягушекъ. Каждая удлиненная боковая часть ядра съ расширеніемъ превращается въ ядро соотвѣтственной сегментной клѣтки.

Познакомившись съ явленіями оплодотворенія и первыми стадіями дѣленія яйца стерлядей, переходимъ теперь къ сравненію описанныхъ явленій съ извѣстными уже относительно другихъ животныхъ аналогичными фактами. Я указалъ уже выше на сущность добытыхъ въ послѣднее время

различными учеными результатовъ относительно процесса оплодотворенія. Изъ всѣхъ животныхъ, изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи, наибольшую цѣну для сравненія съ стерлядями имѣютъ батрахіи, не только потому, что стерляди стоятъ къ нимъ ближе, чѣмъ къ какому либо другимъ изъ изслѣдованныхъ относительно оплодотворенія животныхъ, но и потому что явленія, сопровождающія процессъ оплодотворенія стерляжьего яйца, чрезвычайно похожи на тѣже явленія у батрахій. Поэтому при сравненіи описанныхъ мною фактовъ мы будемъ имѣть главнымъ образомъ результаты, добытые на яйцахъ батрахій. Относительно послѣднихъ существуютъ прекрасныя изслѣдованія *Бамбека* <sup>(1)</sup> и *О. Гертвига* <sup>(2)</sup>, къ которымъ мы и обратимся.

Въ 1870 году *Бамбекъ* публиковалъ свои изслѣдованія надъ первыми процессами развитія аксолотля, въ которыхъ онъ, въ формѣ весьма вѣроятнаго предположенія, высказалъ мысль, что, извѣстныя уже изъ наблюденій прежнихъ эмбриологовъ, такъ назыв. „желточные ямки“ (*Les trous vitellins*) появляющіяся на поверхности яйца батрахій, происходятъ вслѣдствіе проникновенія сперматозондовъ внутрь яйца. Въ другой, болѣе поздней работѣ, которая появилась уже послѣ изслѣдованій *Ауэрбаха*, *Бюкли*, *Штрассбургера* и проч., *Бамбекъ* описалъ подобныя же ямки у другихъ батрахій и изслѣдовалъ это явленіе подробнѣе. На основаніи новыхъ своихъ изслѣдованій, *Бамбекъ* утверждаетъ, что первое сегментаціонное ядро проникаетъ отъ периферіи яйца и что образованіе его обуславливается проникновеніемъ спер-

---

<sup>(1)</sup> Bulletin de l'Acad. Royale des sciences etc. de Belgique T. XXX 1870 n. XLI 1876.

<sup>(2)</sup> Morphologisches Jahrbuch Bb III H. I.

матозоида, который входитъ черезъ желточную ямку и оставляетъ въ яйцѣ слѣдъ своего движенія въ видѣ пигментной полоски. Этотъ, добытый *Бамбекомъ*, результатъ значительно отличается отъ того, къ которому пришелъ *О. Гертвигъ*, и главный пунктъ различія заключается въ томъ, что по Бамбеку первое сегментаціонное ядро образуется изъ одного только ядра, тогда какъ по Гертвигу оно происходитъ вслѣдствіе сліянія двухъ ядеръ.

Изъ изслѣдованій *О. Гертвига* слѣдуетъ, что во время оплодотворенія одинъ изъ сперматозоидовъ внѣдряется на темномъ полѣ яйца внутрь желтка и служитъ источникомъ образованія ядра. Головка сперматозоида увеличивается въ объемъ и превращается въ ядро, которое *Гертвигъ* называетъ „сѣмяннымъ ядромъ“ и вокругъ котораго скопляется блѣдная мелкозернистая протоплазма. Впослѣдствіи сѣмянное ядро увеличивается на столько, что занимаетъ все пространство, занятое прежде скопленіемъ блѣдной протоплазмы. Послѣ оплодотворенія и образованія сѣмяннаго ядра, неподалеку отъ послѣдняго появляется другое ядро, которое *Гертвигъ* назвалъ „яйцевымъ ядромъ“ (Eikern). Способъ образованія послѣдняго остался *Гертвигу* неизвѣстнымъ. Сѣмянное ядро копулируетъ затѣмъ съ яйцевымъ и результатомъ этой копуляціи является образованіе перваго сегментаціоннаго ядра.

Описанный мною процессъ образованія сегментаціоннаго ядра у стерляди находитъ свое объясненіе въ изслѣдованіяхъ Гертвига надъ батрахіями, также точно какъ эти послѣднія могутъ получить свое объясненіе въ такихъ наблюденіяхъ, которыя слѣланы надъ болѣе удобными яйцами (напр. надъ яйцами эхинодермовъ). Ни у батрахій, ни у стерлядей, весь процессъ оплодотворенія не можетъ быть наблюдаемъ съ

такою полнотою, какъ у эхинодермовъ, гдѣ яйца на столько малы и прозрачны, что позволяютъ прослѣдить цѣлый рядъ процессовъ шагъ за шагомъ. Результаты моихъ изслѣдованій надъ стерлядьми показываютъ, что у этихъ рыбъ образованіе перваго сегментаціоннаго ядра идетъ въ общихъ чертахъ такимъ же образомъ, какъ у амфибій по О. Гертвигу. Первый признакъ оплодотворенія у тѣхъ и у другихъ выражается въ образованіи пигментной полоски, которая идетъ отъ периферіи яйца и проникаетъ внутрь желтка; на концѣ этой полоски находятся два ядра. Эти ядра копулируютъ и даютъ начало первому сегментаціонному ядру. Одновременно съ образованіемъ пигментной полоски, или вѣроятно даже раньше, на поверхности яйца амфибій и стерлядей образуется прозрачный слой, который у стерлядей служитъ вѣроятно для задерживанія тѣхъ сѣмянныхъ тѣлъ, которыя не участвуютъ въ оплодотвореніи. Относительно этихъ основныхъ явленій процессы образованія перваго ядра у батрахій чрезвычайно сходны съ тѣмъ, что описано мною выше у стерлядей. Между моими наблюденіями и наблюденіями *Гертвига* существуетъ, однако, разница относительно строенія обоихъ ядеръ. По *Гертвигу*, сѣмянное ядро, какъ и яйцевое представляютъ вакуолы, при чемъ первое происходитъ черезъ измѣненіе головки сперматозоида. Вокругъ сѣмяннаго ядра, по *Гертвигу*, образуется блѣдная оболочка изъ протоплазмы. У стерлядей, какъ мужское, такъ и женское ядро представляютъ комки мелкозернистой массы, не имѣющіе оболочки и похожіе на протоплазмическій ободокъ (*Protoplasmahof*), описанный Гертвигомъ вокругъ сѣмяннаго ядра. По О. Гертвигу сѣмянное тѣло или головка его непосредственно переходитъ въ ядро; согласно же тому, что мы видѣли у стерлядей, головка растворяется и вызываетъ образованіе сѣмяннаго ядра. Мои наблюденія относительно строенія ядра со-





объясняютъ намъ всѣ случаи, гдѣ мужескій пронуклеусъ состоитъ изъ комка мелкозернистаго вещества, лишенаго оболочки.

Такое именно строеніе представляютъ пронуклеи стерляди, изъ которыхъ образуется первое сегментаціонное ядро. Я не имѣлъ къ сожалѣнію случая наблюдать образованіе мужскаго пронуклеуса въ самый моментъ его появленія, но, судя по присутствію пигментной полосы и по совершенной тождественности первыхъ стадій развитія стерляжьаго яйца съ развитіемъ яйца амфибій, едвали можно сомнѣваться что образованіе мужскаго пронуклеуса происходитъ на периферіи яйца и обусловливается проникновеніемъ сѣмяннаго тѣла внутрь яйца. Мужескій пронуклеусъ представляетъ комокъ блѣдной мелкозернистой массы, заключающій внутри нѣогда тѣло, которое, можетъ быть, представляетъ остатокъ головки сперматозоида. Присутствіе такого тѣла, даже въ томъ случаѣ, если оно есть остатокъ головки сперматозоида, никоимъ образомъ однако не можетъ служить доказательствомъ въ пользу того мнѣнія, что головка сперматозоида дѣйствительно сохраняется въ яйцѣ и превращается въ мужскій пронуклеусъ. Во первыхъ такіа блестящія тѣльца въ мужескомъ пронуклеусѣ являются далеко не всегда, и появленіе ихъ можетъ быть объяснено тѣмъ, что головка сперматозоида не всегда растворяется въ массѣ желтка одинаково скоро. Во вторыхъ, большинство новѣйшихъ наблюдателей, за исключеніемъ *Гертвига*, принимаютъ, что сперматозоидъ растворяется въ массѣ желтка и это раствореніе доказано непосредственными наблюденіями *Фолля* надъ яйцами *Asterias*. Наконецъ, блестящее тѣлце въ пронуклеусѣ попадалось мнѣ въ позднихъ стадіяхъ образованія сегментаціоннаго ядра, а въ раннихъ я его не наблюдалъ никогда.

Если бы присутствіе его было постоянно и еслибы это тѣльце представляло нормальный остатокъ головки сперматозоида, то его скорѣе можно было бы наблюдать въ равныхъ стадіяхъ развитія, чѣмъ въ позднихъ. Всѣ эти соображенія заставляютъ меня придти къ заключенію, что головка сперматозоида у стерлядей растворяется въ желткѣ яйца совершенно такъ, какъ она растворяется у морскихъ звѣздъ и ежей, и что мужескій пронуклеусъ происходитъ на мѣстѣ растворенія сперматозоида также, какъ это вѣроятно происходитъ и у другихъ животныхъ.

Относительно образованія женскаго пронуклеуса мнѣнія различныхъ наблюдателей болѣе или менѣе расходятся. *Гертвигъ* полагаетъ <sup>(1)</sup>, что женскій пронуклеусъ образуется изъ пятнышка Вагнера (nucleolus), которое выходитъ изъ яйца еще до исчезанія зародышеваго пузырька (*Toxopneustis lividus*). При изслѣдованіи образованія женскаго пронуклеуса у лягушекъ, онъ не могъ найти однако связи между женскимъ пронуклеусомъ и пятнышкомъ Вагнера. *Фоль* <sup>(2)</sup> наблюдалъ у *Asterias* раствореніе зародышеваго пятнышка въ массѣ желтка, а слѣдовательно и образованіе женскаго пронуклеуса у *Asterias* должно быть другое чѣмъ у *Toxopneustis* по *Гертвигу*. По *Фолю*, женскій пронуклеусъ *Asterias* происходитъ изъ части зародышеваго пузырька, которая остается послѣ образованія полярныхъ вѣттокъ. Этотъ остатокъ зародышеваго пузырька движется отъ

---

<sup>(1)</sup> *O. Hertwig* Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc des thierisch. Eies (Morph. Jahrbuch Bd. I).

<sup>(2)</sup> Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. Morph. Jahrbuch Bd. II.

<sup>(3)</sup> *Fol* Sur le commencement de l'henogenie etc стр. 10.

периферіи яйця къ центру и на пути сливается съ свѣтлыми пятнами, подобными ему самому (Фоль, loc. cit стр. 14). Фоль ничего не говоритъ о природѣ этихъ послѣднихъ пятенъ, но, судя по предыдущимъ измѣненіямъ въ яйцѣ, можно съ достовѣрностью предположить, что эти пятна суть части зародышевого пузырька, расплывшагося въ массѣ желтка. Способъ образованія женскаго пронуклеуса у стерляди можетъ служить подтвержденіемъ мнѣнія Фоля относительно образованія этого тѣла изъ остатковъ зародышевого пузырька. Выше уже мною было показано, что зародышевые пятнышки стерляжьего яйца, еще далеко до созрѣванія яйця, распадаются на отдѣльныя шарики и исчезаютъ. Далѣе я указалъ на то, что отложенное, но неоплодотворенное яйцо теряетъ зародышевый пузырекъ, а на мѣстѣ его появляются въ массѣ зачатка множество островковъ, состоящихъ изъ вещества похожего на вещество зародышевого пузырька. На основаніи этого сходства, я пришелъ къ тому убѣжденію, что 1) измѣненія зародышевого пузырька у стерлядей аналогичны съ измѣненіями его у морскихъ звѣздъ и ежей (по Фолю) и 2) что зародышевый пузырекъ у стерлядей не исчезаетъ, а только распадается на множество отдѣльных островковъ. Образованіе женскаго пронуклеуса изъ этихъ островковъ видно изъ фиг. 13 и 14. Изъ описанія и указанныхъ сейчасъ рисунковъ видно, что женскій пронуклеусъ образуется только изъ незначительнаго количества расплывшей массы зародышевого пузырька; остающееся за образованіемъ этого тѣла, вещество въ слѣдующихъ стадіяхъ мало по малу исчезаетъ, вѣроятно всасывается, послѣ чего и зачатокъ представляетъ вновь однородную мелкозернистую массу.

Переходимъ къ слѣдующимъ стадіямъ сегментаціи. Сегментація стерляжьего яйця идетъ обыкновенно довольно скоро,

но, какъ и вообще всѣ процессы развитія, находится въ большой зависимости отъ внѣшнихъ условій, напр. отъ температуры, которая оказываетъ наибольшее вліяніе на ея продолжительность. При нормальныхъ условіяхъ яйцо оканчиваетъ сегментацію уже къ концу перваго дня.

Мы оставили яйцо въ той стадіи, когда зачатокъ раздѣляется бороздою на двѣ части. Черезъ незначительный промежутокъ времени (около  $\frac{1}{4}$  часа), на зачаткѣ можно замѣтить уже новую борозду, которая однимъ концомъ упирается въ прежнюю, другимъ въ край зачатка (фиг. 21); этою бороздою зачатокъ дѣлится на три части. Одновременно съ появленіемъ новой борозды, старая нѣсколько удлиняется и переходитъ за границу зачатка на крупнозернистый желтокъ. Въ слѣдующій стадіи развитія зачатокъ дѣлится новою бороздою, появляющеюся какъ разъ противъ описанной въ предыдущей стадіи, на четыре части (фиг. 22), а въ стадіи изображенной на фиг. 23 эти четыре сегмента имѣютъ уже каждый по бороздкѣ, которая дѣлитъ каждого изъ нихъ на двѣ части. Эти бороздки лежатъ неправильно; три изъ нихъ упираются въ углы прежнихъ четырехъ сегментовъ, четвертая же (фиг. 23 VII и VIII) идетъ почти параллельно старой бороздкѣ, отдѣляющей прежніе сегменты I отъ IV. Эта бороздка представляетъ отклоненіе отъ нормальнаго хода, такъ какъ въ первыхъ стадіяхъ сегментаціи всѣ бороздки,—которыя въ это время имѣютъ всегда меридіональное направленіе,—начинаются обыкновенно изъ вершинъ сегментовъ, находящихся въ центрѣ зачатка.

Послѣ того какъ зачатокъ раздѣлился на четыре сегмента, дѣленіе продолжается и на заднюю часть яйца. Мы видѣли, что первая бороздка еще раньше (въ стадіи раздѣленія на три части) растетъ на нижнюю часть яйца. Въ

слѣдующей стадіи она доходитъ до нижняго полюса и раздѣляетъ нижнюю половину яйца на двѣ части, имѣющія форму полушарій. Въ такомъ состояніи нижняя часть яйца остается довольно долго. Такъ, при раздѣленіи зачатка на восемь частей (фиг. 24), нижняя часть яйца по прежнему состоитъ изъ двухъ сегментовъ.

Всѣ разсмотрѣнныя до сихъ поръ стадіи сегментаціи рѣзко отличаются отъ послѣдующихъ двумя весьма важными признаками, а именно во 1-хъ тѣмъ, что дѣленіе совершается исключительно меридіональными бороздками; поперечныя бороздки появляются въ первый разъ послѣ раздѣленія яйца на восемь сегментовъ; во 2-хъ тѣмъ, что бороздки, отдѣляющія сегменты очень неглубоки, вслѣдствіе чего только верхняя часть зачатка пробороздывается ими, въ нижней же части всѣ сегменты сливаются въ одну общую массу. Эта послѣдняя особенность первыхъ стадій сегментаціи, какъ увидимъ дальше, имѣетъ весьма важное значеніе, такъ какъ она представляетъ довольно существенный отличительный признакъ сегментаціи стерлядей отъ сегментаціи амфибій и круглоротыхъ рыбъ, — формъ, которыя сходны съ стерлядьми относительно общаго характера сегментаціи.

Когда верхняя часть яйца (зачатокъ) раздѣляется на десять частей, на ней появляются поперечныя бороздки. (фиг. 25). Онѣ помѣщаются въ центральной части зачатка и, въ описываемой стадіи развитія, отдѣляютъ въ ней два сегмента. Фиг. 28 представляетъ продольный разрѣзъ зачатка приблизительно изъ этой стадіи развитія. Изслѣдованіе такихъ продольныхъ разрѣзовъ особенно важно потому, что на нихъ можно изучить форму и характеръ ядеръ первыхъ сегментныхъ клѣтокъ, а также и отношеніе сегментовъ къ нижней части зачатка. Разрѣзъ прошелъ черезъ средніе сегменты

(II, III), отдѣленные другъ отъ друга упомянутыми поперечными бороздками, которыя, какъ видно изъ прилагаемаго рисунка, углубляются только до середины толщины зачатка и не обусловливаютъ полного отдѣленія сегментовъ отъ зачатка. Всѣ сегменты связаны другъ съ другомъ нижней частью зачатка, такъ что въ общемъ картина поперечнаго разрѣза имѣетъ весьма много сходнаго съ такъ наз. почкованіемъ клѣтокъ. Всѣ бороздки, какъ это видно на разрѣзѣ, проходятъ въ вертикальномъ направленіи, параллельно продольной оси яйца. Въ этомъ и состоитъ причина того, что сегменты, отдѣляемые этими бороздками, не отдѣляются другъ отъ друга вполне, но остаются связанными другъ съ другомъ нераздѣленной частью желтка. Полное отдѣленіе сегментовъ происходитъ только тогда, когда появляются наружныя и внутреннія горизонтальныя бороздки.

Указанная сейчасъ особенность сегментации стерлядей свойственна не однимъ только этимъ рыбамъ. Въ этомъ отношеніи многіе другіе порядки рыбъ представляютъ совершенно аналогичныя явленія. У костистыхъ и у поперечнооротыхъ рыбъ первыя стадіи сегментации, по характеру бороздокъ, весьма похожи на соответственныя стадіи сегментации стерляжьего яйца. По изслѣдованіямъ *Гиса* <sup>(1)</sup> бороздки, раздѣляющія зачатокъ костистыхъ рыбъ проникаютъ только до середины толщины зачатка; вслѣдствіе этого всѣ сегменты зачатка соединены другъ съ другомъ въ нижней части и сегментирующійся зачатокъ имѣетъ видъ совершенно похожій на описанный рѣзрѣзъ стерляжьего яйца (фиг. 28). У поперечнооротыхъ рыбъ мы встрѣчаемъ тоже самое отношеніе сегментовъ зачатка къ нижней части его. *Бальфордъ*, которому

---

<sup>(1)</sup> Zeitschr. für Anatomie und Entwickl. Bd I стр. 6 ■ *полтинная* фиг. 1.

принадлежит самое обстоятельное изслѣдованіе сегментации поперечноротыхъ рыбъ, даетъ въ своей прекрасной монографіи „о развитіи эласмобранхій“ рисунокъ <sup>(1)</sup>, который также весьма похожъ на нарисованный на фиг. 28 продольный разрѣзъ яйца стерляди. Онъ замѣчаетъ при этомъ совершенно справедливо: „The furrows which are visible on the surface merely form a pattern, but do not isolate a series of distinct segments“ (loc. cit. стр 390). Совершенно согласно съ *Бальфоромъ* описываетъ сегментацию и *А. Шульцъ* <sup>(2)</sup>. Онъ говоритъ, что первая борозда поперечноротыхъ рыбъ проникаетъ только до середины толщины зачатка.

Разсмотрѣнный нами продольный разрѣзъ яйца стерляди (фиг. 28) такъ счастливо прошелъ черезъ зачатокъ, что во всѣхъ почти сегментахъ можно наблюдать ядра, что бываетъ при изслѣдованіи этихъ стадій развитія далеко не всегда. Въ среднихъ сегментахъ находится по одному овальному ядру, въ одномъ изъ крайнихъ—находится ядро въ состояніи дѣленія; дѣленіе ядра въ сегментныхъ клѣткахъ, какъ увидимъ дальше, всегда предшествуетъ дѣленію самыхъ клѣтокъ. Дѣлящееся ядро состоитъ изъ двухъ треугольных половинокъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга пережимомъ; въ этотъ пережимъ ввѣдряется, какъ это видно на рисункѣ, пигментная полоска. На другомъ разрѣзѣ того же самого яйца, который непосредственно слѣдуетъ за описаннымъ, эта же самая пигментная полоска проходитъ поперекъ всего сегмента и отдѣляетъ сегментъ отъ лежащей подъ нимъ массы зачатка. Такъ какъ эта пигментная полоска есть поперечный разрѣзъ горизонтальной бороздки, начинающей уже образоваться для

---

<sup>(1)</sup> *Balfour* On the development of Elasmobranch. Fishes. Journ. of Anatomy and Physiology Vol. X, part II Vol. XV Eig 6.

<sup>(2)</sup> *Arch. fur microscop. Anatomie* Bd. 13 стр. 467.

отділенія сегмента, то при розгляді обох розривів може зазначити, що отділення сегментів означається після того как ядро розділиться на дві частини, так как в описуваній стадії розвитку переважною, отділюючий сегментів с'є б'єзовъ, доходить уже почти до двалагого ядра.

Ядра сегментнихъ шаровъ в'є описувану стадію розвитку не мають об'єднанъ и представляють комки мелкозернистой масы, совершенно похожихъ по структурѣ на первое сегментационное ядро. Также какъ и послѣднее, они не имеютъ ядрышекъ внутри. Это послѣднее обстоятельство весьма важно потому, что, начиная с'є с'єб'єющей стадії развития, в'є ядрахъ сегментныхъ шаровъ постоянно можно найти ядрышко. Я обратилъ особенное внимание на исследование ядра сегментныхъ шаровъ в'є описувану и в'є предыдущія стадії развития с'є цѣлю рѣшенія вопроса: состоитъ ли образование ядрышка в'є ядрѣ либо связи с'є образованиемъ первого сегментационного ядра, или оно есть продуктъ дальнейшего дифференцированія ядра сегментныхъ шаровъ? Также какъ я и м'єта не находилъ ядрышекъ в'є ядрахъ *первого* сегментныхъ шаровъ, то я и пришелъ къ заключенію, что ядрышко образуется вслѣдствіе помѣщенія ядра в'є болѣе позднихъ стадіяхъ развития.

Послѣ того какъ зародокъ раздѣляется на 8 сегментовъ, тѣленіе верхней части яйца идетъ гораздо скорѣе, чѣмъ прежде. Мегатермическая форма идетъ с'є верхней части на нижнюю и идетъ послѣднее сперва на 6, потомъ на 7, 8 и т. д. ядрѣ, форма которыхъ похожа на форму кусочка пластилина. В'є то время, когда в'є верхней части яйца можно насчитать 1—12 сегментовъ, нижняя часть его состоитъ изъ шести сегментовъ. На фиг. 27 зародокъ в'є стадії развития, в'є ядрѣ можно насчитать 14 сегментовъ в'є верхней половине и 7 в'є нижней. Борозны, отдѣляющія



нижніе сегменты, составляютъ продолженіе верхнихъ бороздокъ, а разница въ количествѣ верхнихъ и нижнихъ сегментовъ зависитъ оттого, что не всѣ еще бороздки съ верхней части яйца перешли на нижнюю. Всѣ окончательно развитыя бороздки сходятся въ центрѣ нижней части яйца.

Я остановился нѣсколько долѣе на обзорѣи первыхъ стадій сегментаціи, такъ какъ болѣе подробное изслѣдованіе ихъ выясняетъ характеръ сегментаціи. Описаніе наружныхъ измѣненій яйца въ слѣдующія стадіи развитія не представляетъ уже такого интереса; поэтому я укажу только на существенныя черты дальнѣйшихъ стадій сегментаціи. Послѣ того какъ на зачаткѣ появляются горизонтальныя борозды, дробленіе этой части яйца идетъ какъ въ меридіональномъ, такъ и въ экваторіальномъ направленіи. Вслѣдствіе этого, зачатокъ скоро является раздѣленнымъ на множество четырехгранныхъ сегментовъ, изъ которыхъ центральные гораздо меньше периферическихъ. Здѣсь слѣдуетъ также замѣтить, что центральныя клѣтки зачатка болѣе пигментированы, чѣмъ периферическія. Верхній полюсъ яйца во время сегментаціи совершенно черный, периферическія же клѣтки зачатка свѣтлосѣроватаго цвѣта, свѣтлѣе чѣмъ нижняя часть яйца. На границѣ между зачатковыми сегментными шарами и нижней половиною яйца находится обыкновенно свѣтлая кольцеобразная полоса. Въ нижней части яйца дѣленіе еще долго совершается исключительно однѣми меридіональными бороздками, и только тогда, когда верхняя часть яйца состоитъ изъ маленькихъ, едва видимыхъ невооруженнымъ глазомъ шариковъ, начинаютъ на нижней части появляться экваторіальныя борозды. Образованіе экваторіальныхъ бороздокъ происходитъ здѣсь въ обратномъ порядкѣ сравнительно съ верхнею частью яйца. Первые бороздки появляются не на верхушкѣ нижней части, а на границѣ ея съ верхнею. Такъ

[illegible]

TROOP, BARRED BY THESE ELEMENTS WERE IN  
 A POSITION OF FIRE - BARRED BY THESE ELEMENTS  
 WERE IN A POSITION OF FIRE - BARRED BY THESE  
 ELEMENTS WERE IN A POSITION OF FIRE - BARRED  
 BY THESE ELEMENTS WERE IN A POSITION OF FIRE  
 - BARRED BY THESE ELEMENTS WERE IN A POSITION  
 OF FIRE - BARRED BY THESE ELEMENTS WERE IN  
 A POSITION OF FIRE - BARRED BY THESE  
 ELEMENTS WERE IN A POSITION OF FIRE - BARRED  
 BY THESE ELEMENTS WERE IN A POSITION OF FIRE

[illegible]

ціонной полости, какъ описываютъ мои предшесвенники, становится невѣроятнымъ. Такъ какъ сегментаціонная полость появляется между верхними сегментами яйца и нижней частью зачатка, то она можетъ образоваться только тогда, когда верхніе сегменты будутъ отдѣлены снизу. Это происходитъ однако только тогда, когда образуются внутреннія горизонтальныя бороздки, которыя отдѣляютъ верхніе сегменты снизу. Мы видѣли, что въ то время, когда зачатокъ раздѣляется на 12 частей, отдѣленіе сегментовъ его снизу только что начинается, слѣдовательно сегментаціонная полость не можетъ появиться ранѣ этой стадіи развитія.

Фиг. 30 представляетъ продольный разрѣзъ сегментирующагося яйца въ то время, когда въ немъ появляется сегментаціонная полость. Эта полость лежитъ въ верхней части яйца, въ самомъ зачаткѣ. Сверху она прикрыта сегментными клѣтками зачатка; дно сегментаціонной полости составляетъ нижняя, еще не совсѣмъ просегментировавшаяся часть зачатка, которая такъ тѣсно соединена съ сегментами нижней части яйца, что легко можетъ быть принята съ перваго разу за часть ихъ. При болѣе подробномъ изслѣдованіи можно замѣтить существенную разницу между дномъ сегментаціонной полости и нижними сегментами яйца. Дно состоитъ изъ мелкозернистой протоплазмы, совершенно подобной протоплазмѣ верхнихъ сегментныхъ шаровъ и зачатка; нижніе же сегменты состоятъ изъ крупнозернистаго желтка. Между обѣими этими частями можно, даже при слабомъ увеличеніи, замѣтить довольно рѣзкую границу, которая въ видѣ свѣтлой линіи раздѣляетъ зачатокъ отъ нижней части яйца. Верхніе сегментныя клѣтки, составляющія крышку сегментаціонной полости, многогранной формы, всѣ

почти одинаковой величины и на поверхности болѣе или мѣнѣе пигментированы. Нижняя часть зачатка, образующая дно сегментаціонной полости, вѣдетъ внутрь послѣдней въ видѣ нѣсколькихъ бугровъ различной формы и величины. Внутри нѣкоторыхъ изъ этихъ возвышеній можно найти крупнозернистую желточную массу нижней части яйца, которая вѣдетъ внутрь возвышенія и, раздѣляя его на двѣ пластинки, придаетъ ему видъ салатки. Другіе бугры зачатка, составляющаго дно сегментаціонной полости, отдѣляются отъ нижнихъ сегментовъ яйца прямою горизонтальною линіею. Наблюдая цѣлый рядъ продольныхъ разрѣзовъ яйца изъ описываемой стадіи развитія, можно убѣдиться, что упомянутые бугры на двѣ сегментаціонной полости суть сегментные шары, которые отдѣляются внутри яйца, но не состоятъ, какъ слѣдовало бы полагать, изъ одной только массы зачатка, но изъ зачатка и крупнозернистаго желтка. Въ этомъ отношеніи они отличаются отъ прочихъ сегментовъ какъ верхней, такъ и нижней части яйца, которые состоятъ изъ одного какого н будь вещества: или изъ мелкозернистой массы зачатка, или изъ крупнозернистой массы нижней части яйца. На нѣкоторыхъ поперечныхъ разрѣзахъ можно наблюдать различныя стадіи отдѣленія этихъ внутреннихъ сегментныхъ клетокъ. На фиг. 30 А представлены двѣ клетки изъ dna сегментаціонной полости, на которыхъ довольно хорошо можно прослѣдить процессъ отдѣленія отъ сегментовъ, такъ какъ обѣ находятся на различныхъ стадіяхъ отдѣленія. Одна изъ такихъ клетокъ (лѣвая) отдѣляется отъ сосѣднихъ клетокъ только вертикальными бороздками; поэтому она и остается въ соединеніи съ крупнозернистою нижнею частью яйца. Правая клетка совершенно отдѣлилась отъ окружающихъ ее сегментныхъ клетокъ. Снизу она отдѣляется также отъ крупнозернистаго желтка горизонталь-

ною бороздкою и представляет четырехгранную клетку, состоящую из двоякаго рода веществъ. Верхняя часть ея состоитъ изъ мелкозернистаго вещества зачатка, нижняя изъ крупнозернистаго желтка. Посрединѣ клетки можно замѣтить границу между обоими веществами, которая является въ видѣ дугообразной линіи, состоящей изъ размѣльченныхъ желточныхъ зернышекъ. Приоутствіе крупнозернистаго желтка въ описанныхъ клеткахъ, превращающихся впоследствии въ клетки верхняго зародышеваго листа, весьма важно, такъ какъ оно объясняетъ намъ нахожденіе этихъ элементовъ желтка въ такихъ сегментныхъ шарахъ, которые происходятъ главнымъ образомъ изъ мелкозернистаго вещества зачатка.

Ядра сегментныхъ клетокъ, которыя мы уже разсмотрѣли въ предыдущей стадіи, представляютъ теперь весьма важныя измѣненія, требующія болѣе подробнаго разсмотрѣнія. При описаніи предыдущей стадіи сегментации было указано на то, что ядра сегментныхъ клетокъ въ этой стадіи состоятъ только изъ мелкозернистаго вещества и неимѣютъ ни ядрышка, ни оболочки, въ чемъ они сходны съ первымъ сегментаціоннымъ ядромъ. Въ описываемой нынѣ стадіи развитія (фиг. 30, 30 А и 30 В) внутри такихъ ядеръ появляются образованія, которыя, на основаніи многихъ данныхъ, должны быть рассматриваемы какъ ядрышки. Онѣ имѣютъ различную форму; въ рѣдкихъ только случаяхъ овальны, большею же частью имѣютъ нѣсколько шарообразныхъ отростковъ, которые придаютъ имъ розеткообразную форму. Къ сожалѣнію, я имѣлъ случай наблюдать эти ядрышки только на спиртовыхъ препаратахъ и поэтому не могу ничего сказать относительно причины измѣнчивости ихъ формы; очень можетъ быть, что она заключается въ движеніи ядрышка, которое въ послѣднее время часто было наблюдаемо



лицъ, стоятъ къ стерлядамъ ближе, чѣмъ какія либо другія животныя.

Хотя процессъ образованія перваго сегментаціоннаго ядра и сегментація яйца амфибій изслѣдованы сравнительно весьма подробно, но образованіе ядрышекъ внутри ядеръ все таки остается едва только затронутымъ, а описаніе перваго сегментаціоннаго ядра не у всѣхъ наблюдателей согласнымъ. О. Гертвигъ, которому мы обязаны самымъ подробнымъ изслѣдованіемъ перваго сегментаціоннаго ядра, довелъ свои изслѣдованія только до раздѣленія яйца на двѣ части, а слѣдовательно онъ не прослѣдилъ отношенія перваго сегментаціоннаго ядра къ ядрамъ слѣдующихъ сегментныхъ клѣтокъ. По Гертвигу, какъ мужескій и женскій пронуклеусъ, такъ и сегментаціонное ядро, представляютъ пузырьки, въ которыхъ можно различить болѣе плотный корковый свой и жидкое содержимое<sup>(1)</sup>. Эти пузырьки лежатъ въ мелкозернистой массѣ протоплазмы, отличающейся по своему строенію отъ остальнаго желтка и окруженной пигментомъ. Сравнивая рисунки О. Гертвига съ моими рисунками (фиг. 13, 14, 15 и 16 А) видно, что то, что О. Гертвигъ у лягушекъ называетъ „свѣтлымъ пятномъ“ состоящимъ изъ протоплазмы, я называю у стерлядей ядромъ или пронуклеусомъ. Также точно Бамбекъ<sup>(2)</sup> считаетъ это же бѣлое пятно за ядро. Гётте<sup>(3)</sup> описываетъ первое ядро („Lebenskeim“) какъ образованіе, лишенное оболочки. Разница въ названіяхъ въ этомъ случаѣ происходитъ оттого, что О. Гертвигъ принимаетъ, что самое тѣло сперматозоида превращается въ пу-

---

<sup>(1)</sup> О. Hertwig Beiträge zur Kenntnis etc, Morph. Jahrbuch т. III стр. 47 и 48.

<sup>(2)</sup> Bambeke Recherches sur l'embr. des Batraciens въ Bull. de l'Acad. Royale de Belgique 1876.

<sup>(3)</sup> Götte Entwicklungsgesch. der Unke. стр. 55.

зырьковидное сѣмянное ядро, другіе же наблюдатели этого тѣла не наблюдали. Я также не видѣлъ этого тѣла у стерлядей, напротивъ могъ прослѣдить довольно подробно превращеніе лишеннаго оболочки ядра, соотвѣтствующаго „свѣтлому пятну“ *Гертвига*, въ ядра сегментныхъ клѣтокъ. По *Гетте*, первое сегментаціонное ядро, которое онъ называетъ „Lebenskeim“, представляетъ круглое, сплющенное сверху, очень пѣжное и прозрачное вещество приблизительно 30 Мт. и въ діаметрѣ. „Lebenskeim“ дѣлится и вызываетъ своимъ дѣленіемъ дѣленіе желтка. „Послѣ втораго дѣленія желтка, въ однородномъ веществѣ „Lebenskeim“ становится замѣтнымъ, при сильномъ увеличеніи, различное число круглыхъ, свѣтлыхъ тѣлецъ<sup>(1)</sup>“. Эти тѣльца *Гетте* называетъ зачатками ядеръ „Kernkeime“ и полагаетъ, что они переходятъ въ слѣдующихъ стадіяхъ сегментаціи въ ядра сегментныхъ клѣтокъ. По *Гертвицу*, послѣ раздѣленія желтка на двѣ части, ядра, заключающіяся въ обѣихъ частяхъ, имѣютъ строеніе похожее на „Kernkeime“ *Гетте*; они происходятъ слѣдовательно, по *Гертвицу*, изъ перваго сегментаціоннаго ядра, по *Гетте* вслѣдствіи дифференцированія его „Lebenskeim“.

Изъ сравненія всѣхъ изложенныхъ здѣсь результатовъ наблюденій надъ яйцами амфибій съ описанными мною фактами относительно образованія ядеръ у стерляди, выходитъ, что по сущности этотъ процессъ у стерлядей и амфибій весьма сходенъ, если мы будемъ руководствоваться наблюденіями *Гетте*. Первое сегментаціонное ядро и тамъ и здѣсь является въ видѣ прозрачной, пѣжной массы; затѣмъ въ этой массѣ появляются тѣльца, которыя *Гетте* считаетъ за „Kernkeime“, а я принимаю за ядрышки. Разница во взгля-

---

<sup>(1)</sup> Götte loc. cit. стр. 61.



дѣ на эти тѣла основывается на томъ, что у амфибій, по *Гетте*, эти тѣльца мало по малу вытѣсняютъ вещество „*Lebenskeim*“, въ которомъ они образуются, и превращаются въ ядро *Гетте*, у стерлядей же потомки сегментаціоннаго ядра, соотвѣтствующіе потомкамъ „*Lebenskeim*“, сохраняютъ прежнія отношенія къ ядрышкамъ, которыя также не разрастаются. Это отношеніе между ядрами и ядрышками у стерлядей видно при изслѣдованіи слѣдующихъ стадій сегментаціи, къ которымъ мы теперь и переходимъ.

На фиг. 31 представленъ продольный разрѣзъ яйца, въ то время когда оно состоитъ въ верхней своей части изъ множества мелкихъ, невооруженнымъ глазомъ почти невидимыхъ, круглыхъ клѣтокъ, а въ нижней части содержитъ еще сравнительно большія сегментныя клѣтки. Верхняя часть занимаетъ почти треть яйца и отличается отъ нижней болѣе свѣтлымъ цвѣтомъ, который зависитъ отъ меньшаго количества пигмента. Между обѣими частями располагается поясъ, состоящій изъ сегментныхъ клѣтокъ, представляющихъ среднюю величину между верхними и нижними сегментами; этѣ клѣтки произошли очевидно черезъ дѣленіе клѣтокъ описаннаго въ предыдущей стадіи, промежуточнаго пояса.

Верхняя и нижняя части яицъ весьма рѣзко отличаются другъ отъ друга, какъ на цѣльномъ яйцѣ, такъ и на разрѣзахъ. Наиболѣе рѣзко выступаетъ граница между ними на препаратахъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ; это происходитъ вслѣдствіе того, что клѣтки верхней части яйца весьма сильно окрашиваются въ лиловый цвѣтъ, тогда какъ нижнія клѣтки остаются совершенно неокрашенными. Клѣтки верхней части образуютъ сводъ и стѣнки сегментаціонной полости; дно этой полости состоитъ изъ крупнозернистыхъ нижнихъ клѣтокъ. Распределеніе клѣтокъ вер-



прозрачной массѣ протоплазмы. Количество этихъ зернышекъ мѣняется въ различныхъ клѣткахъ; въ большинствѣ случаевъ вся протоплазма переполнена ими, такъ что только край ея выдается въ видѣ гіалиноваго слоя. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ этотъ краевой гіалиновый слой выходитъ надъ поверхностью клѣтки въ видѣ бугорковъ, которые похожи на лопастные отростки амебъ. Къ сожалѣнію, я наблюдалъ эти отростки только на спиртовыхъ препаратахъ; судя по ихъ формѣ, надо полагать, что они представляютъ псевдоподіи, и что клѣтки совершаютъ амебообразныя движенія. Эти лопастные отростки не надо смѣшивать съ другими отростками, также отходящими отъ периферическаго слоя протоплазмы, но служащими для соединенія клѣтокъ между собою (фиг. 31 С.). Такіе отростки являются въ различномъ количествѣ и отличаются отъ вышеупомянутыхъ тѣмъ, что имѣютъ нитевидную форму и всегда находятся въ соединеніи съ соотвѣтствующими отростками сосѣднихъ клѣтокъ. Число ихъ на одной клѣткѣ мѣняется отъ 2 до 4.

Желточные и пигментныя зернышки, помѣщающіяся въ клѣткѣ, образуются еще въ предыдущей стадіи развитія. Пигментныя зернышки занимаютъ въ описываемой стадіи средину клѣтки и являются въ видѣ мельчайшихъ шариковъ. Желточные зернышки отличаются отъ окружающей ихъ массы протоплазмы болѣе сильною преломляемостью лучей свѣта и являются въ видѣ многогранныхъ мелкихъ зернышекъ, въ которыхъ весьма легко узнать обломки желточныхъ зернышекъ, встрѣчающихся въ цѣльномъ видѣ въ крупнозернистыхъ нижнихъ сегментахъ. Появленіе этихъ зернышекъ въ клѣткахъ верхней части и исчезаніе ихъ въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія указываетъ на то, что онѣ главнымъ образомъ служатъ питатель-

ными матеріалами при развитіи зародыша. Что касается вопроса о происхожденіи желточныхъ зернышекъ въ верхнихъ сегментныхъ кліткахъ, то онъ отчасти рѣшается описанными уже выше явленіями сегментаціи. Въ предыдущей стадіи сегментаціи мы видѣли, что во время образованія сегментаціонной полости, сегменты, лежащіе на днѣ этой полости, состоятъ частью изъ крупнозернистаго, частью изъ мелкозернистаго желтка. Въ слѣдующей стадіи, которую мы теперь изслѣдуемъ, дно сегментаціонной полости занято крупнозернистымъ желткомъ. Такое измѣненіе дна сегментаціонной полости можетъ быть объяснено только перемѣщеніемъ сегментныхъ шаровъ, происходящимъ въ промежутокъ времени между двумя упомянутыми стадіями. При дальнѣйшемъ дѣленіи, сегменты два отодвигаются вѣроятнo отъ центра къ краямъ свода и, скопясь тамъ, обуславливаютъ утолщеніе краевъ свода, составляющее въпослѣдствіе такъ наз. краевой затихъ. Гавъ какъ каждый изъ этихъ сегментовъ содержитъ кромѣ мелкозернистаго, еще и крупнозернистый желтокъ т. е. желтокъ мя зер а, то понятно, что и въ затѣвѣйшихъ поколѣніяхъ семени будутъ также заключаться желточные зерна. Такое состояніе приложенія желточныхъ зернышекъ внутри крупныхъ клетокъ является естественнымъ, которымъ можетъ быть объяснено существованіе въ ядрахъ зернышекъ. Выше замѣчено, что въ ядрахъ семени имѣются и крупнозернистыя желтка, въ которыхъ имѣются ядра, заключающія въ себѣ желточныя зерна. Такимъ образомъ въ ядрахъ семени имѣются желточныя зерна. Въ слѣдующей стадіи, когда сегменты двѣ отодвигаются отъ центра къ краямъ свода, то и желточные зерна, находящіеся въ ядрахъ, отодвигаются къ краямъ свода и, скопясь тамъ, обуславливаютъ утолщеніе краевъ свода, составляющее въпослѣдствіе такъ наз. краевой затихъ. Такимъ образомъ въ ядрахъ семени имѣются желточные зерна, которые въ слѣдующей стадіи отодвигаются къ краямъ свода и, скопясь тамъ, обуславливаютъ утолщеніе краевъ свода, составляющее въпослѣдствіе такъ наз. краевой затихъ.

шіе изъ этой части будутъ также содержать желточные зерна.

Внутри мелкозернистыхъ клѣтокъ находятся ядра, которыя, благодаря способности окрашиваться гематоксилинамъ, очень ясны на окрашенныхъ поперечныхъ разрѣзахъ. На неокрашенныхъ препаратахъ онѣ могутъ быть также замѣтны, если не закрываются пигментными зернышками. Ядра имѣютъ овальную форму, не имѣютъ стѣнокъ и представляютъ комки ядернаго вещества; внутри ядеръ располагаются ядрышки, которыя на окрашенныхъ препаратахъ являются въ формѣ маленькихъ зернистыхъ тѣлецъ. (фиг. 31 С, Кпк). Присутствіе ядрышекъ весьма характерно для мелкозернистыхъ клѣтокъ, такъ какъ въ крупнозернистыхъ, не смотря на всѣ старанія, я ихъ найти не могъ. Что касается до строенія ядрышекъ, то они состоятъ изъ множества мелкихъ зернышекъ заключенныхъ въ одной общей массѣ, которая по окраскѣ весьма мало разнится отъ ядернаго вещества. Присутствіе ядрышка становится яснымъ вслѣдствіе того, что зернышки составляющія его расположены въ извѣстной формѣ и очерчиваютъ такимъ образомъ его границы. Структура ядрышка легче всего можетъ быть наблюдаема на дѣлящихся ядрахъ. Дѣленію ядра всегда предшествуетъ дѣленіе ядрышка. Ядрышко удлиняется, принимаетъ цилиндрическую или бисвитообразную форму и мало по малу раздѣляется пережимомъ на двѣ части. (фиг. 31 В Кпк). Незначительная величина ядрышекъ что недопускаетъ изслѣдованія строенія ихъ во время процесса дѣленія съ такою подробностью, которая была бы желательна. За дѣленіемъ ядрышка слѣдуетъ дѣленіе ядра, которое на одной изъ нарисованныхъ на фиг. 31 В клѣтокъ уже начинаетъ дѣлиться на двѣ части.

Крупнозернистые сегментные шары нижней части яйца отличаются от только что описанных богатымъ содержаніемъ желточныхъ шариковъ и строеніемъ ядеръ, которыя появляются однако въ нихъ только во время послѣднихъ стадій сегментаціи. Очень можетъ быть, что онѣ существуютъ и раньше, но, по причинѣ большой величины клѣтки сравнительно съ ядромъ, теряются на разрѣзахъ. Протоплазма крупнозернистыхъ шаровъ совершенно одинакова съ протоплазмой мелкозернистыхъ, но у первыхъ она такъ переполнена желточными зернами, что можетъ быть различаема только на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ зеренъ меньше, или гдѣ онѣ раздроблены. Что касается ядра, то оно лежитъ въ срединѣ сегментнаго шара (фиг. 31 А) и состоитъ только изъ однороднаго ядернаго вещества, хорошо окрашивающагося гематоксилиномъ. Сегментная клѣтка, нарисованная на фиг. 31 А, имѣетъ два ядра, происшедшія конечно черезъ дѣленіе одного первоначальнаго ядра. Дѣленіе это происходитъ вслѣдствіе образованія пережима по срединѣ ядра, на что указываютъ заостренные концы обонхъ ядеръ.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 33), рассмотрѣніемъ которой мы закончимъ эту главу, мы встрѣчаемъ продолженіе того, что описано было въ предыдущей. Верхняя свѣтлая часть яйца все болѣе и болѣе растетъ къ низу, и сегментаціонная полость, заключенная въ ней, расширяется. Форма верхней части нѣсколько ассиметрична, и эта ассиметрія выражена больше, чѣмъ въ предыдущей стадіи. На одной сторонѣ яйца, зачатокъ краеваго валика (утолщенный край верхней части яйца) болѣе утолщенъ чѣмъ на другой. Въ слѣдующихъ стадіяхъ, какъ увидимъ дальше, эта ассиметрія еще усиливается. Гистологическое строеніе и расположеніе сегментаціонныхъ шаровъ въ этой стадіи представляетъ такъ малѣ разницы сравнительно съ предыдущей,

что мы можемъ ограничиться этими немногими замѣчаніями и перейти къ обсужденію изложенныхъ въ этой главѣ фактовъ.

Главные результаты моихъ изслѣдованій относительно сегментациі стерляжьяго яйца могутъ быть выражены въ слѣдующихъ положеніяхъ:

1) Въ зрѣломъ яйцѣ находится зародышевый пузырекъ, который еще до оплодотворенія яйца расплывается въ массѣ зачатка и распадается на множество островковъ.

2) До оплодотворенія, или вѣроятнѣе, во время оплодотворенія <sup>(1)</sup>, на поверхности зачатка образуется слой прозрачнаго вещества, соотвѣтствующій волеобразному тѣлу амфибій (Гертвигъ). Одновременно съ этимъ слоемъ скопляется пигментъ на поверхности яйца въ видѣ пигментнаго слоя, который углубляется внутрь въ видѣ пигментной полосы.

3) На концѣ пигментной полосы образуется свѣтлое ядро, которое, судя по аналогіи съ другими животными, составляетъ мужескій пронуклеусъ. Женскій пронуклеусъ образуется изъ части зародышеваго пузырька, расплывшагося въ видѣ островковъ.

4) Первое сегментаціонное ядро происходитъ черезъ копуляцію двухъ ядеръ: мужскаго и женскаго пронуклеусовъ. Оно, какъ и послѣдніе, не имѣетъ стѣнокъ и является въ видѣ скопленія ядернаго вещества.

5) Сегментация начинается въ области зачатка и только послѣ раздѣленія послѣдняго на четыре части, нижняя часть

---

<sup>(1)</sup> Хотя я самъ не наблюдалъ проникновенія стѣнныхъ тѣлъ, но судя по многимъ фактамъ, извѣстнымъ въ настоящее время относительно другихъ животныхъ, весьма вѣроятно, что и у стерлядей стѣнные тѣла (т. е. головки ихъ) проникаютъ черезъ микропиле внутрь зачатка





сегментаціи и ставятъ ее въ довольно изолированное положеніе. Одною изъ важныхъ особенностей сегментаціи стерлядей служитъ то, что она начинается на зачатѣхъ и что первыя бороздки прорѣзываютъ только зачатокъ. Ни въ одномъ изъ яицъ съ полной сегментаціей мы не встрѣчаемъ подобнаго явленія. Между различными формами полной сегментаціи встрѣчаются такія, въ которыхъ одна часть яйца дѣлится раньше, чѣмъ другая, но сегментація стерлядей не можетъ быть подведена подъ эту категорію, такъ какъ въ подобныхъ случаяхъ всегда все яйцо раздѣляется на двѣ, хотя часто и неравныя, половины. У стерлядей этого не бываетъ. У нихъ дѣленіе происходитъ сначала при помощи короткихъ, прорѣзывающихъ только верхнюю часть яйца *меридиональных* бороздокъ, совершенно подобныхъ бороздкамъ яйца костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ. Другая важная особенность сегментаціи стерлядей заключается въ самомъ характерѣ бороздокъ. Въ первыхъ стадіяхъ сегментаціи бороздки настолько неглубоки, что онѣ не отдѣляютъ сегментовъ другъ отъ друга, а только прорѣзываютъ поверхность желтка. У всѣхъ яицъ съ полной сегментаціей бороздки вдаются внутрь желтка и если не отдѣляютъ сегментовъ вполне, то оставляютъ между ними только тонкія полоски желтка, связывающія ихъ вмѣстѣ. Напротивъ, при неполной сегментаціи яицъ, напр. у костистыхъ рыбъ и плагіостомъ, встрѣчается такое же точно поверхностное положеніе бороздокъ, какъ у стерлядей. Относительно плагіостомъ выше было уже приведено описаніе Бальфора, которое вполне согласно съ первоначальными явленіями сегментаціи стерлядей; относительно костистыхъ рыбъ я могу сослаться на приведенныя выше наблюденія Гуса<sup>(1)</sup>. Такимъ образомъ первыя стадіи сегментаціи

---

(1) Zeitschr. für Anatomie u. Entwick. Bd. I стр. 6 и 7.

стерляжьихъ яицъ представляютъ большое сходство съ сегментаціей меробластическихъ яицъ костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ.

Если мы обратимся за тѣмъ къ болѣе позднимъ стадіямъ сегментаціи, то встрѣтимся съ явленіями совершенно отличными отъ сегментаціи упомянутыхъ порядковъ рыбъ. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ происходитъ дѣленіе крупнозернистаго желтка, который у костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ не дробится. Эти стадіи сегментаціи представляютъ аналогію съ сегментаціею круглоротыхъ рыбъ и амфибій. Здѣсь, какъ и тамъ, яйцо дѣлится вполне и отношеніе сегментныхъ шаровъ къ образованію зародышевыхъ листовъ, какъ увидимъ, остается въ обоихъ случаяхъ одинаково.

И такъ, дѣленіе зачатка стерляжьихъ яицъ (первыя стадіи сегментаціи) представляетъ явленіе сходное съ сегментаціей костистыхъ рыбъ; полное дробленіе стерляжьаго яйца — аналогично съ дробленіемъ яицъ круглоротыхъ рыбъ и амфибій. Отсюда слѣдуетъ, что *сегментація стерлядей представляетъ среднюю форму между сегментаціею костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ съ одной стороны и круглоротыхъ рыбъ и амфибій съ другой.*

Этотъ выводъ имѣетъ значеніе съ филогенетической точки зрѣнія, такъ какъ онъ оправдываетъ вполне мѣсто ганоидъ между круглоротыми и костистыми рыбами, мѣсто, которое до сихъ поръ основывается главнымъ образомъ только на изученіи одного строенія ганоидъ. Мы возвратимся еще въ слѣдующей главѣ къ сравненію между ганоидами и циклостомами, такъ какъ образованіе первичной пищеварительной полости у этихъ двухъ порядковъ рыбъ представляетъ еще болѣе интересныя указанія на ихъ взаимную связь. Здѣсь я хочу только сказать,

что, если на круглоротыхъ, ганондныхъ и костистыхъ рыбъ можно смотрѣть какъ на одну филогенетическую вѣтвь,—что вполне оправдывается какъ анатомическими, такъ и нѣкоторыми эмбриологическими фактами,—то сегментация ихъ можетъ служить подтвержденіемъ вѣрности этого взгляда. У круглоротыхъ рыбъ и стерлядей существуетъ полная сегментация, но насколько извѣстно, въ яйцѣ круглоротыхъ нѣтъ той части, которая соответствуетъ зачатку стерлядей и костистыхъ рыбъ. У круглоротыхъ дейтолейцита и протолейцита распределены въ яйцѣ довольно равномерно. Если мы предположимъ, что въ яйцѣ круглоротыхъ произойдетъ обособленіе протолейцита отъ дейтолейцита на периферіи и одномъ полюсѣ яйца, мы получимъ яйцо, которое будетъ приближаться по своему строенію къ яйцу ганондъ; а если характеръ сегментации зависитъ именно отъ распределенія протолейцита и дейтолейцита въ яйцѣ, то мы получимъ сегментацию, уклоняющуюся отъ правильной сегментации круглоротыхъ и уклоняющуюся именно въ томъ направленіи, которое мы замѣчаемъ у ганондъ. Сегментация начнется съ части изобилующей протолейцитомъ, такъ какъ наиболѣе дѣятельная часть яйца при сегментации и при развитіи есть протолейцитъ. Если мы далѣе представимъ, что отдѣленіе протолейцита на верхнемъ полюсѣ яйца еще болѣе увеличивается и что въ нижней части яйца остается незначительная доля его, пропитанная питательнымъ матеріаломъ, мы получимъ яйцо, въ которомъ будетъ сегментироваться только верхняя часть, въ нижней же сегментация выражена будетъ менѣе ясно. Такую именно форму яйца и соответственную этой формѣ сегментацию мы встрѣчаемъ у костистыхъ рыбъ, у которыхъ дѣлится только зачатокъ, а сегментация въ нижней части яйца выражена не ясно.

Означенно приниманъ, что у в сегоныхъ рыбъ сегментруется только желтъ: желтъ въ же Nebenlotter Нисъ является рѣдъ питательнаго матеріала. Что касается желтка восточныхъ и поперечныхъ рыбъ, то на основаніи всѣхъ почти помѣйшихъ исследований положительное значеніе его какъ питательнаго матеріала, сдѣлано все болѣе и болѣе сомнительнымъ. Въ желтъ упомянутыхъ рыбъ во время сегментации яйца, почти всѣми помѣйшими наблюдателями были видѣны вѣтки, значеніе которыхъ остается различно. *Баллардъ*<sup>1)</sup> и *А. Шрѣверъ*<sup>2)</sup> принимаютъ ихъ за сегментныя вѣтки зачатка, вѣтвящіеся въ периферическую часть желтка. *Блюмфелъ*<sup>3)</sup>, *Орландеръ*<sup>4)</sup>, *Гиль*<sup>5)</sup>, *Бомбачи*<sup>6)</sup> и *Кларкъ*<sup>7)</sup> считаютъ ихъ напротивъ образовавшимися внутри самого желтка и принимаютъ имъ образовательное значеніе при развитіи зародка. Это послѣднее мнѣніе кажется гораздо болѣе вѣроятнымъ, чѣмъ первое, такъ какъ оно имѣетъ много показателствъ въ его пользу, тогда какъ первое не имѣетъ за себя ни фактическихъ, ни теоретическихъ данныхъ. И не буду останавливаться на суммѣ упомянутыхъ вѣтвочекъ. Для насъ важнѣе теперь развѣ, что внутри желтка восточныхъ рыбъ образуется вѣтка. Если это справедливо, то прѣжнее мнѣніе относительно положительнаго питательнаго значенія желтка само собой рушится, а имѣетъ съ тѣмъ

<sup>1)</sup> Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XVII.

<sup>2)</sup> Arch. für microsc. Anat. Bd. VI.

<sup>3)</sup> Quarterly Journ. 1874 и Journ. of Anim. and Physiol. T. X.

<sup>4)</sup> Mémoires zoologiques 1874.

<sup>5)</sup> Zeitschr. für Anat. u. Entw. Bd. I, стр. 47.

<sup>6)</sup> Mem. contr. et Mem. des sav. étrang. de Bruxelles 1875.

<sup>7)</sup> Journ. Journ. Apr. 1876.

рушится и понятіе о частичной сегментаціи, какъ о дробленіи только одной образовательной части яйца. Такъ какъ желтокъ въ состояніи образоватъ клѣтки, то образованіе этихъ клѣтокъ, принимающихъ такое же участіе въ образованіи зародыша, какъ и клѣтки зачатка, не можетъ быть иначе разсматриваемо какъ продолженіе сегментаціи. Что при этомъ самъ желтокъ не дробится, это не можетъ служить противорѣчіемъ понятію о сегментаціи, такъ какъ между различными формами сегментаціи извѣстныя такія, въ которыхъ дробленіе состоитъ исключительно въ появленіи протоплазматическихъ клѣтокъ внутри нераздробленной крупнозернистой массы желтка, напр. сегментація суставчатоногихъ. Образованіе клѣтокъ въ массѣ питательнаго желтка сводится именно къ тому типу сегментаціи, какой извѣстенъ у суставчатоногихъ.

---

Въ то время, когда эта глава уже была окончена и готова къ печати, я получилъ статью *Кальберла* объ оплодотвореніи яйца *Petromugon Planeri* <sup>(1)</sup>. Такъ какъ многи представляютъ наиболѣе интересныхъ рыбъ для сравненія съ ганоидами, потому что они стоятъ ближе прочихъ рыбъ къ ганоидамъ и притомъ, какъ увидимъ дальше, представляютъ много явленій указывающихъ на генетическую ихъ связь съ ганоидами, то я считаю необходимымъ сказать нѣсколько словъ о работѣ *Кальберла*.

Главные результаты наблюденій *Кальберла* состоятъ въ слѣдующемъ. Оплодотвореніе начинается тѣмъ, что черезъ микропиле, находящееся на яйцевой оболочкѣ (наружное микропиле *Кальберла*), проникаетъ въ желтокъ одинъ сперма-

---

<sup>(1)</sup> Zeitschr für wiss. Zoologie Bd XXX Heft 3.

тозондъ. Раздраженіе, которое производитъ сперматозондъ на желтокъ, вызываетъ сокращеніе желтка, а вслѣдствіе этого сокращенія периферическая часть желтка отстаетъ отъ яйцевой оболочки. *Кальберла* принимаетъ, что до оплодотворенія периферическая часть желтка, прилегая плотно къ яйцевой оболочкѣ, закупориваетъ поровые каналы послѣдней. Когда поверхность желтка отстаетъ отъ яйцевой оболочки, то поры открываются и въ нихъ устремляется вода, которая растягиваетъ оболочку и занимаетъ пространство между желткомъ и послѣдней. Периферическая часть желтка въ нѣкоторыхъ мѣстахъ (между порами яйцевой оболочки) остается еще въ соединеніи съ яйцевой оболочкой и является въ формѣ нитей идущихъ отъ яйцевой оболочки къ желтку. Въ томъ мѣстѣ гдѣ лежитъ микропиле, изъ этой же периферической части желтка (не имѣющей желточныхъ зернышекъ) образуется болѣе толстая нить, которая связываетъ наружное микропиле съ внутреннимъ полюсомъ внутренняго микропиле. *Кальберла* разумѣетъ внѣшній конецъ особаго стволлика, состоящаго изъ мелкозернистаго желтка и ведущаго отъ периферіи желтка къ яйцевому ядру. Этотъ стволликъ, расширенный на своемъ внутреннемъ концѣ *Кальберла* называетъ сѣмяннымъ ходомъ. Образованіемъ описанной соединительной нити между обоими микропиле устанавливается непрерывный ходъ отъ отверстія наружнаго микропиле въ яйцевому ядру. По этому ходу, состоящему изъ мелкозернистаго желтка, движется толстая сперматозонда, которая въ отверстіи микропиле входитъ внутрь яйца. Она закрываетъ отверстие микропиле и по мнѣнію *Кальберла*, препятствуетъ входу другихъ сперматозондовъ внутрь яйца. По слѣдующему, заведя сперматозондъ проникаетъ въ массу желтка. Соединительная нить между обоими микропиле разрывается и изъ этой же нити остается приращеніе къ яйцевой

оболочкѣ, другая остается на поверхности желтка. Последняя всасывается впоследствии въ желтокъ.

Сравнивая процессъ оплодотворенія и измѣненія, которыя вызываются въ яйцѣ этимъ процесомъ у стерлядей и у миногъ, не трудно найти значительную степень аналогіи между обоими этими порядками рыбъ. Однимъ изъ важныхъ отличій миногъ отъ стерлядей служить существованіе у нихъ такъ назыв. сѣмяннаго хода до оплодотворенія яйца и образованіе яйцевого ядра (женскій пронуклеусъ) также до оплодотворенія. Что касается до сѣмяннаго хода миногъ, то какъ аналогичное образованіе ему можно у стерлядей и амфибій разсматривать пигментную полоску. У стерлядей эта пигментная полоска оканчивается на периферіи яйца воронкообразнымъ углубленіемъ, которое соотвѣтствуетъ внутреннему микропиле яйца миногъ. На нѣкоторыхъ препаратахъ въ срединѣ пигментной полоски мнѣ удавалось замѣчать тонкую нить прозрачнаго мелкозернистаго вещества, проходящую вдоль всей полоски. Очень можетъ быть, что она и составляетъ ту часть полоски, по которой двигается семянное тѣло. У миногъ во время оплодотворенія выделяется мелкозернистое вещество желтка, которое составляетъ въ области микропиле соединительную вѣтвь между обоими микропилами. У стерлядей и амфибій этой соединительной нити соотвѣтствуетъ слой прозрачной (у первыхъ) или мелкозернистой массы (у вторыхъ), который я назвалъ прозрачнымъ слоемъ (у стерлядей), *Гертвиз* воалеобразнымъ тѣломъ (у амфибій). У стерлядей можетъ быть доказана непосредственная связь между этимъ слоемъ и желткомъ (зачаткомъ), такъ какъ у нихъ этотъ слой непосредственно переходитъ въ зачатокъ.





эмбриологическаго явления. Какова бы въ данномъ случаѣ ни была физическая причина связи между микропиле и первою бороздкою, я вполне согласенъ съ *Кальберма*, что соотношеніе между внутреннимъ микропиле т. е. тѣмъ мѣстомъ яйца, черезъ которое входитъ дѣятельная часть сперматозонда, и первою бороздкою, представляетъ очень важное эмбриологическое явление.

---

#### Г Л А В А IV.

##### ОБРАЗОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХЪ ЛИСТОВЪ И ПЕРВИЧНОЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ ПОЛОСТИ.

Вопросъ объ образованіи зародышевыхъ листовъ у позвоночныхъ животныхъ принадлежитъ къ числу самыхъ трудныхъ вопросовъ эмбриологій, что ясно уже изъ многочисленныхъ мнѣній, высказанныхъ для его рѣшенія различными эмбриологами. Вѣрное и обстоятельное изслѣдованіе образованія зародышевыхъ листовъ чрезвычайно важно, такъ какъ исторія развитія этихъ первыхъ зачатковъ органовъ зародыша не только выясняетъ намъ значеніе различныхъ клѣтокъ просегментировавшагося яйца, но и даетъ прочную точку опоры для общихъ морфологическихъ выводовъ. Во многихъ случаяхъ одна и та же часть просегментировавшагося яйца толкуется различными наблюдателями различно, и отъ этого различія зависитъ не только толкованіе самаго значенія сегментныхъ шаровъ, но и общій взглядъ на основную зародышевую форму. Примѣромъ этому могутъ служить въ эмбриологій взгляды на образованіе зародышевыхъ листовъ у циклостомъ, амфибій и стерлядей. Всѣ эти животныя сходны другъ съ другомъ по крайней мѣрѣ относительно существен-

явно различается форма и величина листов. У личинок из яиц первой группы различие в размерах верхней части пигментной области яйца (рис. 10) почти незаметно. Вследствие этого различия в размерах верхней части яйца при образовании зародышевых листов (рис. 11) образуется зародышевая полость. Относительно способа образования зародышевых листов существуют различные мнения. Мнение о первоначальном образовании зародышевых листов на основании различия в размерах верхней части яйца превращается в другое. Но если при этом считать, мнение о первоначальном образовании зародышевых листов на основании различия в размерах верхней части яйца превращается в другое. Но если при этом считать, мнение о первоначальном образовании зародышевых листов на основании различия в размерах верхней части яйца превращается в другое.

Известно, что яйцо амфибий после сегментации состоит из большого рода «темной» из пигментированных малых клеток. «Темная» верхняя часть яйца и из белых и темных. «Темная» часть яйца растет и мало по малу покрывает собой всю нижнюю часть. Пигментированная верхняя часть яйца растет и мало по малу покрывает собой всю нижнюю часть. Когда она доходит примерно до одной трети яйца, на краю ее становится заметным полукруглое углубление, открытое. Русков и названное в честь его Русковиевым отверстием. Момент образования Русковиева отверстия считается обыкновенно началом образования зародышевых листов и первичной протаргической полости. Относительно способа образования зародышевых листов мнения различных наблюдателей разнятся на два лагера, и, как это справедливо замечает Гетте (1), каждый

изъ этихъ лагерей представляетъ послѣдователей взглядовъ, высказанныхъ Баромъ и Рускони. Различіе въ взглядахъ этихъ двухъ знаменитыхъ эмбриологовъ заключается въ томъ, что Баръ считалъ бѣлыя большія клѣтки за питательный желтокъ и отрицалъ его образовательное значеніе въ развитіи зародыша, Рускони же полагалъ, что изъ этой части просегментировавшаго яйца образуются стѣнки пищеварительнаго канала. Хотя Рускони въ сущности не принималъ зародышевыхъ листовъ у лягушки, но такъ какъ онъ рассматривалъ бѣлыя клѣтки яйца какъ образовательные элементы, то въ этомъ отношеніи взглядъ его вполне согласенъ съ взглядомъ тѣхъ позднѣйшихъ эмбриологовъ, которые рассматриваютъ эти клѣтки какъ нижній зародышевый листъ, дающій начало эпителию пищеварительнаго канала. *Ремакъ*, *Штриккеръ* и отчасти *Бамбекъ* могутъ служить представителями этого взгляда, такъ какъ они принимаютъ, что энтодермъ образуется изъ бѣлыхъ сегментныхъ шаровъ. *Ремакъ*, какъ извѣстно, называетъ эту часть яйца кишечно-желѣзистымъ зачаткомъ (Darmdrüsenkeim) и принимаетъ, что Русконіево отверстіе образуется вслѣдствіе углубленія именно этой части яйца. При образованіи Русконіева отверстія одинъ слой клѣтокъ ложится подъ эмбриональною частью яйца (будущею спинною частью зародыша) и образуетъ спинную часть эпителія кишки, остающаяся же часть кишечно-желѣзистаго зачатка лежитъ въ брюшной части зародыша и частью потребляется какъ питательный матеріалъ, частью же служитъ для образованія брюшной стороны эпителія кишки. Пищеварительная полость, которая образуется черезъ разрастаніе первичнаго углубленія (Русконіева отверстія) рассматривается *Ремакомъ* не какъ постоянная, а какъ временная; онъ называетъ ее „первичной“ и утверждаетъ, что впоследствии

она замѣняется постоянной пищеварительной полостью. Для насъ взглядъ *Гемаки* имѣетъ особенно важное значеніе, такъ какъ онъ вполне согласуется съ тѣмъ, что можно наблюдать у стерлядей относительно происхожденія энтодермы и образованія пищеварительной полости, которая здѣсь также играетъ роль „первичной“ полости.

Представителемъ Баровскаго взгляда можно считать *Гетте* (\*), который согласенъ съ Баромъ относительно значенія бѣлыхъ сегментныхъ шаровъ какъ питательнаго желтка. Относительно же образованія листовъ взглядъ *Гетте* стоитъ особнякомъ. *Гетте* называетъ мелкія пигментированныя кѣлки — эмбриональными, бѣлыя — желточными. Эмбриональныя кѣлки образуютъ по *Гетте* первичный зародышевый слой; онъ облекаютъ желчныя кѣлки. Въ томъ мѣстѣ гдѣ онъ прилежитъ къ желчнымъ кѣлкамъ, на краѣ первичнаго слоя самая крайняя часть пойдетъ на внутреннюю поверхность первичнаго слоя и образуютъ вторичный зародышевый слой. Оба эти слоя распадаются впоследствии на тон. характерные для всѣхъ жиотныхъ, зародышевые слои. Изъ первичнаго слоя образуется верхній зародышевый листъ — эктодерма, который состоитъ изъ двухъ слоев — *Grund- und Deckschicht*. *Unke* стр. 133. Вторичный слой распадается на средний зародышевый листъ — мезодерму и нижній зародышевый листъ. (*Unke* стр. 132).

Въ то время какъ зародышевые листы у млекопитающихъ и рыбъ развиваются изъ зародышевой кѣлки, у птицъ и рептилій зародышевые листы развиваются изъ зародышевой кѣлки и изъ желтка.

\* *Die Entwicklung der Tiere*, 1890, стр. 133. *Die Entwicklung der Tiere*, 1890, стр. 133. *Die Entwicklung der Tiere*, 1890, стр. 133.

ноги, какъ желточные клѣтки, т. е. принимаетъ ихъ за питательный желтокъ. Энтодермъ образуется по Овсянникову черезъ загибаніе верхняго зародышеваго листа, средній листъ (мезодермъ) черезъ отдѣленіе клѣтокъ нижняго зародышеваго листа.

Такое же точно образованіе зародышевыхъ листовъ принимаютъ *Ковалевскій*, *Овсянниковъ* и *Вагнеръ* для стерляди. Относительно образованія энтодерма мы находимъ у нихъ слѣдующее: „Die Zellschicht der oberen Eihälfte an der Stelle, an welcher sich eine vorspringende Leiste und durch Einkerbung schon zwei Blätter gebildet haben, fängt an, sich auf die untere Eihälfte allmählich zu verbreiten..... (loc. cit стр. 174). Относительно образованія мезодерма они говорятъ слѣдующее: „Nachdem sich die Darmhöhle gebildet hat besteht das über derselben liegende Blatt aus zwei Blättern einem oberen und einem unteren. Sie gehen beide am Rande des Rusconischen Afters in einander über. Nun trennt sich von dem unteren Blatte die andere Zellenreihe, um die obere Wand des Darmdrüsenblattes zu bilden. Diese Zellen sind reich an schwarzen Pigment und werden nach unten grösser. Jener Theil, welcher nach Bildung des Darmdrüsenblattes nachgeblichen ist, bildet das mittlere Blatt (loc. cit стр. 178). Я самъ сначала представлялъ себѣ образованіе нижняго зародышеваго листа <sup>(1)</sup>, какъ *Ковалевскій*, *Овсянниковъ* и *Вагнеръ*; впоследствии же, когда я изслѣдовалъ болѣе раннія стадіи развитія, я долженъ былъ оставить свой прежній взглядъ и придти къ убѣжденію, что въ образованіи энтодерма участвуютъ не мелкія пигментированныя клѣтки, а крупныя клѣтки нижней части яйца.

---

(<sup>1</sup>) См. мое предварит. сообщеніе въ приложеніи къ протоколу 84 засѣданія Казанскаго общества естествоиспытателей.

Изъ сопоставленія различныхъ мнѣній относительно образованія зародышевыхъ листовъ слѣдуетъ, что, не смотря на то, что этотъ вопросъ былъ изслѣдованъ многократно, онъ все же, остается покуда открытымъ. Изъ сравненія мнѣній различныхъ наблюдателей видно, что сущность вопроса заключается въ томъ: происходитъ ли Русконіево отверстіе черезъ загибаніе верхней, или нижней части яйца? Отъ рѣшенія этого вопроса зависитъ рѣшеніе того: какъ смотрѣть на нижніе клѣтки: какъ на питательную, или какъ на образовательную часть яйца? Такъ какъ большинство наблюдателей согласны въ томъ, что Русконіево отверстіе образуется черезъ загибаніе поверхностнаго слоя клѣтокъ, и такъ какъ съ образованіемъ Русконіева отверстія начинается образованіе пищеварительной полости, а слѣдовательно и спинной стѣнки энтодерма, то для рѣшенія вопроса объ образованіи зародышевыхъ листовъ необходимо изслѣдовать самыя раннія стадіи образованія Русконіева отверстія. Если при этомъ углубляется верхняя мелкоклѣтчатая часть яйца, то тогда мы должны смотрѣть на верхнюю часть какъ на исключительно образовательную часть яйца; нижніе клѣтки яйца будутъ въ такомъ случаѣ представлять только питательный желтокъ. Если же углубленіе Русконіева отверстія, а слѣдовательно и образованіе стѣнокъ первичной пищеварительной полости происходитъ въ нижнемъ слое клѣтокъ, то тогда верхняя и нижняя части яйца должны имѣть значеніе образовательное. Верхняя и нижняя часть яйца получаютъ тогда значеніе зародышевыхъ листовъ: первая—верхняго зародышевого листа (экзодерма), вторая—нижняго (энтодерма). Рѣшеніе вопроса: какая именно часть яйца углубляется внутрь?—представляетъ довольно значительныя затрудненія вследствие того, что въ томъ мѣстѣ гдѣ поверхность яйца углубляется

внутри, клетки верхней и нижней частей яйца почти одинаковой величины. Поэтому, пользоваться для наблюдения различіемъ въ величинѣ между клетками не совсѣмъ легко. Остается для рѣшенія вопроса другое качество клетокъ, а именно различное отношеніе ихъ къ красящимъ веществамъ. Выше я уже замѣтилъ, что мелкозернистыя клетки верхней части яйца легко окрашиваются гематоксилиномъ, тогда какъ клетки нижней части красятся имъ гораздо слабѣе и окраска ихъ наступаетъ позднѣе. Это различіе въ окраскѣ представляетъ очень важныя удобства при наблюдении процесса образованія Русконіева отверстія; имъ же можно руководиться и въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, когда уже образовалась первичная пищеварительная полость. Верхній зародышевый листъ является обыкновенно на такихъ окрашенныхъ препаратахъ довольно ясно ограниченнымъ отъ нижняго.

Начинаю описаніе процесса образованія зародышевыхъ листовъ съ той стадіи развитія, когда въ первый разъ на поверхности яйца подъ краевымъ утолщеніемъ появляется углубленіе, составляющее зачатокъ Русконіева отверстія. Въ предыдущей главѣ я указалъ уже на то что клетки нижней части не вездѣ одинаковы; въ нижнемъ полюсѣ яйца онѣ большія, по мѣрѣ же приближенія къ экватору, или къ краю верхней части яйца, онѣ становятся постепенно меньше. Сказанное о периферическихъ клеткахъ нижней части яйца относится также и къ центральнымъ клеткамъ этой части, которыя на днѣ сегментаціонной полости гораздо меньше, чѣмъ въ нижнемъ полюсѣ яйца. Причина этого различія въ величинѣ заключается въ томъ, что сегментація яйца постепенно подвигается отъ верхняго полюса къ нижнему; она начинается на верхнемъ полюсѣ, и въ продолженіи всего времени дѣленія желтка, верхняя часть





раздо выше, чѣмъ на описанной и плотно прилегаетъ къ среднимъ клѣткамъ нижней части яйца. Такъ какъ Русконіево отверстіе въ этой стадіи развитія еще серпообразно и, такъ какъ оно постепенно разрастается въ послѣдующей стадіи развитія, то, смотря потому чрезъ какую часть этого серпа будетъ сдѣланъ разрѣзъ, мы получимъ различныя стадіи образованія Русконіева отверстія (первичной пищеварительной полости). Если разрѣзъ будетъ сдѣланъ черезъ средину серпа, мы получимъ разрѣзъ наиболѣе углубленной части, если же разрѣзъ пройдетъ черезъ концы серпа, получимъ болѣе раннія стадіи углубленія. На фиг. 34 А и В нарисованы два послѣдовательные разрѣза черезъ края Русконіеваго отверстія: А ближе къ краю, В ближе къ центру. На верхней части каждаго изъ этихъ разрѣзовъ (надъ углубленіемъ) видна часть краеваго валика, (фиг. 34 А и В Ех), состоящаго изъ мелкихъ, окрашенныхъ гематоксиномъ клѣтокъ. Внутренней стороной краевой валикъ прилегаетъ къ клѣткамъ нижней части яйца (Еп). Послѣднія отличаются на препаратѣ своимъ блѣдно желтымъ цвѣтомъ и довольно богатымъ содержаніемъ пигмента въ видѣ мельчайшихъ зернышекъ. На рисункѣ эти клѣтки изображены безъ ядеръ. Это происходитъ оттого, что на препаратахъ, съ которыхъ сняты рисунки, этѣ клѣтки были почти совсѣмъ не окрашены; при удачной окраскѣ можно однако убѣдиться, что и въ нихъ также находятся ядра, но безъ ядрышекъ, какъ вообще въ клѣткахъ нижней части яйца.

Разница въ окраскѣ между клѣтками верхней и нижней части яйца (Ех и Еп) позволяетъ легко убѣдиться въ томъ, что углубленіе, лежащее между обѣими частями и составляющее зачатокъ первичной пищеварительной полости, (фиг. 34, А и В Ра) образуется клѣтками нижней части яйца. Сначала это углубленіе является въ формѣ неглубо-

кой бороздки (фиг. 34 А); позднее оно растетъ внутрь и вверхъ и принимаетъ форму щели (фиг. 34 В).

Образованіе первичной пищеварительной полости исключительно изъ нижней части яйца очень важно, такъ какъ оно выясняетъ намъ морфологическое значеніе клѣтокъ верхней и нижней части яйца. Верхняя мелкоклѣтная часть яйца, которая образуется главнымъ образомъ изъ зачатка, въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія играетъ роль верхняго зародышевого листа. Она составляетъ сводъ сегментаціонной полости и утолщается книзу и къ краямъ въ краевой валикъ. Сводъ сегментаціонной полости состоитъ изъ трехъ слоевъ клѣтокъ; въ краевомъ валикѣ число слоевъ значительно увеличивается. Всѣ клѣтки верхняго листа очень малы и отличаются отъ нижнихъ клѣтокъ указаннымъ выше отношеніемъ къ гематоксилину. Нижняя крупноклѣтная часть яйца, занимающая во время образованія Русковіева отверстія почти  $\frac{1}{2}$  поверхности яйца, на основаніи своего исключительнаго участія въ образованіи первичной пищеварительной полости, должна быть рассматриваема какъ нижній зародышевый листъ. Позднѣйшія стадіи развитія убѣждаютъ насъ, что эта часть яйца вполне соответствуетъ кишечно-желѣзистому зачатку.

И такъ, исторія развитія первичной пищеварительной полости показываетъ, что еще во время сегментаціи происходитъ дифференцированіе сегментныхъ клѣтокъ въ два первичные зародышевые листа. Ближайшія измѣненія этихъ листовъ состоятъ въ дальнѣйшемъ ихъ дифференцированіи въ три зародышевые листа: экзодермъ, энтодермъ и мезодермъ. Образованіе средняго зародышевого листа (мезодерма) начинается довольно рано и идетъ параллельно съ выростаніемъ первичной пищеварительной полости. Прежде чѣмъ мы перей-

демъ къ среднему листу, рассмотримъ наружныя измѣненія яйца.

Эти измѣненія чрезвычайно просты и настолько сходны съ извѣстными уже измѣненіями яйца амфибій въ соотвѣтствующій періодъ развитія, что могутъ быть описаны въ немногихъ словахъ. Онѣ состоятъ въ постепенномъ разрастаніи верхняго зародышеваго листа надъ нижнимъ. Послѣдній постепенно покрывается верхнимъ листомъ и является наконецъ въ послѣднихъ стадіяхъ этого періода развитія въ видѣ темнаго круглаго пятна, имѣющаго видѣ пробки, торчащей изъ отверстія образованнаго краями верхняго листа. Разница между этими стадіями развитія стерлядей и соотвѣстственными амфибіи заключается въ цвѣтѣ обѣихъ частей яйца. У амфибій верхняя часть яйца темная, она обрастаетъ нижнюю свѣтлую, которая въ послѣднихъ стадіяхъ сегментаціи торчитъ наружу въ видѣ бѣлаго пятна, извѣстнаго подъ именемъ желточной пробки. Устерлядей наоборотъ верхняя часть свѣтлая, а нижняя темная является въ видѣ темнаго пятна, для котораго мы можемъ удержать названіе желточной пробки.

Кромѣ этихъ общихъ измѣненій въ яйцѣ, еще въ раннихъ стадіяхъ описываемаго періода развитія становятся замѣтными снаружи другія измѣненія въ верхней обрастающей части яйца, которыя указываютъ на образованіе органовъ зародышеваго тѣла. На одной сторонѣ яйца, которая составляютъ будущую спинную сторону зародыша, замѣчается, еще задолго до конца обрастанія, темное пятно лежащее какъ разъ надъ краевымъ валикомъ. Это пятно составляетъ зачатокъ зародышеваго тѣла; оно растетъ вмѣстѣ съ ростомъ пищеварительной полости вверхъ и къ концу

обрастанія уже представляет весьма ясные контуры. Образование этого зачатка зародышевого тѣла и дальѣйшія его измѣненія будутъ описаны въ слѣдующей главѣ.

Одновременно съ этими измѣненіями происходитъ разрастаніе Русконіеваго отверстія со спинной стороны на брюшную. Спинной стороной я называю ту, на которой прежде всего образуется углубленіе первичной пищеварительной полости, на которой впоследствии эта полость большею на которой появляется зачатокъ зародышевого тѣла, брюшной—противуположную. Серпообразное углубленіе растетъ подъ краевымъ валикомъ и очень скоро принимаетъ кольцеобразную форму. Оно является въ видѣ щели, отдѣляющей центральную часть нижняго зародышевого листа отъ периферической, прилегающей къ зачатку зародышевого тѣла. На продольномъ разрѣзѣ ближайшей къ описанной стадіи развитія (фиг. 35 и 36), на брюшной и спинной сторонѣ яйца пищеварительная полость (фиг. 35, Pd) представляетъ одинаковые размѣры. Позднѣе, она разрастается сильнѣе на спинной сторонѣ, подъ зачаткомъ зародышевого тѣла, на брюшной же остается почти безъ измѣненія. Для краткости этотъ зачатокъ спинной части зародыша мы можемъ назвать „эмбриональнымъ зачаткомъ“.

Гистологическое строеніе яйца въ этой стадіи развитія заслуживаетъ особеннаго вниманія, потому что теперь именно начинается въ яйцѣ дальѣйшее дифференцированіе зародышевыхъ листовъ. Такъ какъ это дифференцированіе главнымъ образомъ состоитъ въ образованіи средняго зародышевого листа, относительно происхожденія котораго существуютъ вообще самыя разнорѣчивыя мнѣнія, то я считаю необходимо нѣсколько подробнѣе рассмотреть строеніе яйца въ этой стадіи развитія.

Наиболѣе существенная часть яйца, въ которой происходитъ образованіе мезодерма, есть эмбриональный зачатокъ, ограничивающій первичную пищеварительную полость снаружи и состоящій сначала изъ краеваго валика и слоя клѣтокъ нижняго листа (спинной стѣнки пищеварительной полости). На фиг. 36 эта зародышевая часть нарисована отдѣльно при сильномъ увеличеніи (Гартнакъ сист. 7). Краевой валикъ, равно какъ и верхній листъ состоятъ изъ маленькихъ клѣтокъ, имѣющихъ въ этой стадіи и въ послѣдующихъ величину не болѣе 0,013 Мm въ діаметрѣ. Онѣ сохраняютъ въ продолженіи довольно долгаго времени эту величину, тогда какъ величина клѣтокъ нижняго листа мѣняется въ весьма значительныхъ предѣлахъ. На нижнемъ полюсѣ яйца, въ желточной пробкѣ, клѣтки нижняго листа достигаютъ 0,08 Мm и даже 0,1 Мm въ діаметрѣ; по мѣрѣ удаленія внутрь яйца размѣры клѣтокъ уменьшаются, такъ что на сводѣ пищеварительной полости клѣтки едва достигаютъ 0,05 Мm въ діаметрѣ. Для ясности въ описаніи измѣненія нижняго зародышеваго листа, мы можемъ обозначить ту часть его, которая ограничиваетъ пищеварительную полость со спины—спинною стѣнкою пищеварительной полости, остальную же массу энтодермическихъ клѣтокъ, ограничивающую пищеварительную полость съ брюшной стороны—брюшною частью энтодерма. Последняя соответствуетъ Ремаковскому „Darmdrüsenkeim“. Спинная стѣнка пищеварительной полости (фиг. 35 Ep') состоитъ всего изъ одного слоя клѣтокъ, увеличивающихся по мѣрѣ удаленія снизу вверхъ т. е. отъ Русконіева отверстія къ своду первичной пищеварительной полости. У самаго свода онѣ почти равняются по величинѣ клѣткамъ брюшной части энтодерма.



поставленіе различныхъ мнѣній относительно образованія мезодерма даетъ въ результатѣ хаосъ, который трудно распутать. Наибольшее количество различныхъ мнѣній по этому вопросу относится къ эмбриологіи птицъ и вообще животныхъ съ меробластическими яйцами. Такъ какъ сводъ различныхъ мнѣній сдѣланъ уже *Келликеромъ* (*Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. 2 Auflage стр. 99—105*) и *Гисомъ* (*Archif. für Anat. u. Entw. 1877. стр. 164—178*), то я могу здѣсь ограничиться ссылкой на этихъ авторовъ. Что касается амфибій, циклостомъ и ганойдъ, то различные воззрѣнія по поводу этого вопроса группируются около двухъ взглядовъ. Одни изъ наблюдателей принимаютъ экзодермальное происхожденіе среднего листа, другіе энтодермальное. Къ первымъ относятся *Ремакъ*, *Бамбекъ* (относительно амфибій), ко вторымъ *Штриккеръ* (амфибій), *Овсянниковъ* (циклостомы и ганойды), *Вагнеръ* и *Ковалевскій* (ганойды). *Гетте* стоитъ по срединѣ этихъ двухъ взглядовъ; онъ принимаетъ энтодермальное и экзодермальное происхожденіе вмѣстѣ, такъ какъ его первичный слой будетъ соответствовать экзодерму вмѣстѣ съ одной частью мезодерма, вторичный—энтодерму съ другой частью мезодерма.

Изъ положенія мезодерма между экзо- и энтодермомъ и изъ того, что мезодермъ появляется послѣ образованія упомянутыхъ двухъ листовъ, ясно, что онъ можетъ образоваться или на счетъ одного, или на счетъ другаго, конечно если исключить возможность самостоятельнаго образованія его изъ такъ называемыхъ индифферентныхъ клѣтокъ, не принадлежащихъ ни тому, ни другому. Если мезодермъ образуется изъ экзодерма, то мы можемъ представить себѣ три случая его образованія: 1, или онъ происходитъ черезъ отдѣленіе клѣтокъ экзодерма подъ всей поверхностью эмбри-

овального зачатка, какъ это принимаетъ Ремакъ для амфибій, или 2, онъ можетъ образоваться черезъ утолщеніе осевой части экзодерма и разрастается потомъ въ сторону между экзодермомъ и энтодермомъ, какъ принимаетъ Келликеръ для птицъ и млекопитающихъ, или, наконецъ 3. онъ происходитъ черезъ выростаніе вверхъ краеваго валика, который есть ничто иное, какъ утолщеніе экзодерма. Прямѣность всѣхъ этихъ случаевъ можетъ быть испытана при изслѣдованіи продольныхъ и поперечныхъ разрѣзовъ яйца: при рѣшеніи вопроса относительно того, какой изъ этихъ случаевъ имѣетъ мѣсто у стерлядей, необходимо обращать вниманіе на относительную величину клѣтокъ въ различныхъ мѣстахъ яйца. Различіе въ величинѣ клѣтокъ указываетъ на болѣе или менѣе дѣятельное размноженіе ихъ, на ростъ различныхъ частей яйца, а эти измѣненія въ своей очередь имѣютъ непосредственное отношеніе къ образованію средняго зародышеваго листа.

Если мезодермъ образуется изъ энтодерма, то и здѣсь мы можемъ представить себѣ нѣсколько случаевъ его образованія. Онъ можетъ происходить изъ энтодерма, черезъ расщепленіе этого послѣдняго въ эмбриональномъ зачаткѣ на два слоя, изъ которыхъ одинъ — внутренній — будетъ состоять изъ одного слоя клѣтокъ и будетъ представлять спинную стѣнку пищеварительной полости, другой — паружный — будетъ помѣщаться между первымъ и экзодермомъ и будетъ представлять мезодермъ. Подобное происхожденіе мезодерма принимаютъ *Овсянниковъ*, *Вагнеръ* и *Ковалевскій* для стерлядей (loc. cit. стр. 178) и *Овсянниковъ* для миногъ. Второй возможный случай энтодермального образованія мезодерма состоитъ въ образованіи его изъ тѣхъ клѣтокъ энтодерма, которыя проникаютъ въ эмбриональный зачатокъ сверху и ложатся между экзодермомъ и спинною стѣнкою пищева-



рительной полости. Такъ какъ у стерлядей возможно только экзодермальное или энтодермальное происхожденіе мезодерма<sup>(1)</sup>, то мы можемъ покада ограничиться указаніемъ на приведенные возможные случаи образованія этого листа изъ двухъ первоначальныхъ листовъ (экзо-и энтодерма) и перейдемъ теперь къ изслѣдованію продольныхъ и поперечныхъ разрѣзовъ для рѣшенія вопроса: какой именно изъ приведенныхъ случаевъ имѣетъ мѣсто у стерлядей?

Въ стадіи, изображенной на фиг. 37, пищеварительная полость представляетъ уже довольно существенныя измѣненія. Она становится ассиметричною. Та часть ея, которая лежитъ подъ эмбриональнымъ зачаткомъ, вырастаетъ гораздо больше, чѣмъ часть лежащая на брюшной сторонѣ яйца. Впослѣдствіе разница между спинною и брюшною частями пищеварительной полости становится еще болѣе значительною (фиг. 38) и ведетъ въ концѣ концовъ къ тому, что брюшная часть полости является только въ видѣ незначительнаго дополненія къ спинной. Эту брюшную часть пищеварительной полости мы будемъ называть для краткости дополнительною.

Верхній зародышевый листъ состоитъ въ обѣихъ рассматриваемыхъ стадіяхъ развитія (фиг. 37 и 38 Ех) изъ двухъ слоевъ клѣтокъ, совершенно одинаковыхъ по гистологическому строенію. Въ верхней части яйца и въ верхней части эмбриональнаго зачатка этотъ зародышевой листъ рѣзко отличается отъ энтодерма; впослѣдствіи онъ также рѣзко отличается и отъ лежащаго непосредственно подъ нимъ мезодерма. Въ нижней части эмбриональнаго зачатка, въ краевомъ валикѣ эта рѣзкая граница исчезаетъ. Причина этого отсутствія рѣзкой границы понятна. Въ верхней

---

<sup>(1)</sup> Потому что, кромѣ экзодерма и энтодерма у нихъ нѣтъ другихъ клѣтокъ.



положенія существуютъ однако довольно вѣснѣ факты. Если бы такое отслоеніе существовало подъ всѣмъ верхнимъ листомъ, то средній зародышевый листъ образовался бы на всѣхъ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ существуетъ верхній листъ т. е. какъ въ эмбриональномъ зачаткѣ, такъ и въ остальныхъ частяхъ, чего въ дѣйствительности не бываетъ, такъ какъ средній листъ является только въ эмбриональномъ зачаткѣ. Если бы такое отслоеніе происходило только въ эмбриональномъ зачаткѣ, то на другихъ мѣстахъ яйца мы все-таки встрѣчали бы трехслойный верхній листъ, чего также не бываетъ. Слѣдовательно, переходъ отъ трехслойнаго состоянія въ двуслойное долженъ быть объясненъ чѣмъ нибудь другимъ, а не Ремаковскимъ способомъ экзодермальнаго происхожденія мезодерма, который у стерлядей не имѣетъ мѣста. Этотъ переходъ происходитъ вслѣдствіе перемѣщенія клѣтокъ верхняго зародышеваго листа, которое главнымъ образомъ и ведетъ къ распространенію верхняго листа на нижнюю часть яйца. Выше было сказано, что клѣтки верхняго листа сохраняютъ долго свою прежнюю величину 0,013 mm. въ діаметрѣ. Это постоянство величины указываетъ на ихъ ограниченное размноженіе. Съ другой стороны, верхній зародышевый листъ постепенно разрастается на нижнюю часть яйца; это разрастаніе можетъ происходить или вслѣдствіе размноженія его элементовъ или постепеннаго сплющиванія его, которое въ свою очередь сводится на перемѣщеніе элементовъ. Такъ какъ клѣтки экзодерма не размножаются, или размножаются весьма мало, то очевидно, что разрастаніе этого листа должно происходить на счетъ его толщины, что мы дѣйствительно и видимъ. Клѣтки, расположенныя въ три слоя, располагаются впослѣдствіе въ два. Подобное перемѣщеніе элементовъ можно наблюдать позднѣе и въ другихъ частяхъ зародыша (въ нервномъ зачаткѣ) и будетъ подробно описано въ слѣдующей главѣ.

Экзодермальное происхождение мезодерма въ смыслѣ *Келликера* т. е. черезъ утолщеніе экзодерма въ осевой части зародыша и разрастаніе его въ стороны, не имѣетъ мѣста у стерлядей, какъ въ этомъ легко можно убѣдиться на поперечныхъ разрѣзахъ. Вездѣ на поперечныхъ разрѣзахъ верхній листъ состоитъ только изъ двухъ слоевъ клѣтокъ и, хотя онъ утолщается въ осевой части эмбриональнаго зачатка, но это утолщеніе представляетъ образованіе первнаго зачатка и не имѣетъ никакого отношенія къ образованію мезодерма.

Остается, слѣдовательно, третій возможный случай экзодермальнаго образованія мезодерма, именно, чрезъ разрастаніе краеваго валика. При такомъ способѣ образованія мезодермъ долженъ расти по направленію снизу вверхъ, отъ краеваго валика къ своду первичной пищеварительной полости.

При описаніи предъидущей стадіи развитія было уже сказано, что краевой валикъ состоитъ изъ такихъ же клѣтокъ, какъ и верхній зародышевый листъ. Между нимъ и верхнимъ листомъ не существуютъ рѣзкой границы: рѣзкій контуръ, отдѣляющій экзодермъ отъ энтодерма, доходитъ только до верхней части краеваго валика. Такія же неясныя границы представляетъ краевой валикъ относительно тѣхъ клѣтокъ энтодерма, которыя лежатъ надъ нимъ въ эмбриональномъ зачаткѣ. Эти послѣднія клѣтки, наполняющія пространство между верхнимъ и нижнимъ листомъ эмбриональнаго зачатка лежатъ, какъ сказано выше, въ томъ мѣстѣ гдѣ впослѣдствіе находится мезодермъ. Уже изъ этого положенія очевидно, что онѣ не могутъ быть безучастными въ образованіи этого зародышеваго листа. Такъ какъ однако онѣ непосредственно переходятъ въ краевой валикъ, то естественно рождается вопросъ: не участвуютъ

ли въ образованіи мезодерма и клѣтки краеваго валика? Этотъ вопросъ можетъ быть рѣшенъ изъ сравненія разрѣзовъ, нарисованныхъ на фиг. 37 и 38, на которыхъ отношеніе клѣтокъ виѣдряющагося въ эмбриональный зачатокъ энтодерма къ клѣткамъ краеваго валика довольно ясны. Клѣтки энтодерма (фиг. 37) проходящія сверху въ эмбриональный зачатокъ не вездѣ представляютъ одинаковую величину и свойства. Въ верхней части зачатка мы встрѣчаемъ наибольшія клѣтки, имѣющія приблизительно до 0,018 mm. въ поперечникѣ; по мѣрѣ же подвиганія книзу т. е. къ краевому валику онѣ становятся меньше и наконецъ у краеваго валика онѣ представляютъ величину 0,013 mm, величину, которая вполнѣ одинакова съ клѣтками краеваго валика. По мѣрѣ выростанія первичной пищеварительной полости и эмбриональнаго зачатка, количество этихъ мелкихъ клѣтокъ увеличивается; онѣ образуютъ наконецъ слой, лежащій между экзодермомъ и энтодермомъ почти на всемъ протяженіи эмбриональнаго зачатка и переходящій на верхней части зачатка надъ сводомъ пищеварительной полости въ брюшную часть энтодерма (фиг. 38). Этотъ слой клѣтокъ и составляетъ мезодермъ. (Фиг. 38 Ms).

И такъ изъ сравненія фиг. 37 и 38 видно, что мезодермъ вырастаетъ постепенно снизу вверхъ т. е. по направленію отъ краеваго валика къ своду первичной пищеварительной полости. Это нарастаніе можетъ обуславливаться или размноженіемъ клѣтокъ краеваго валика, или размноженіемъ клѣтокъ энтодерма, виѣдряющихся сверху въ эмбриональный зачатокъ. Если бы оно происходило со стороны краеваго валика, то мы должны были бы получить слѣдующую картину. Клѣтки краеваго валика, размножаясь становились бы меньше, и масса ихъ, составляющая краевой валикъ, рѣзко бы ограничивалось сверху отъ клѣтокъ виѣд-

ряющейся части энтодерма, которая вообще больше клѣтокъ краеваго валика. Такой рѣзкой границы мы однако не видимъ между мезодермой и клѣтками энтодерма. Напротивъ мезодермъ, *въ продолженіи всего періода образованія первичной пищеварительной полости, представляютъ непрерывный переходъ къ брюшной части энтодерма.* Отсюда слѣдуетъ, что наростаніе мезодерма происходитъ не со стороны краеваго валика, а со стороны энтодерма, который и оказывается главнымъ дѣятелемъ въ образованіи мезодерма. Принявши такое энтодермальное происхожденіе мезодерма, мы можемъ объяснить сразу всѣ тѣ картины, которыя представляетъ продольный разрѣзъ яйца въ различныя стадіи образованія зародышевыхъ листовъ, а также въ немногихъ словахъ изобразить образованіе мезодерма.

Начало образованія мезодерма должно быть отнесено къ очень раннему періоду развитія, а именно къ тому, когда только начинается углубленіе энтодерма для образованія первичной пищеварительной полости. Въ это время крайнія клѣтки энтодерма, которые прилегаютъ къ экзодерму, дѣлятся скорѣе чѣмъ центральныя и нижнія. Во время углубленія поверхностныхъ клѣтокъ энтодерма подъ краевымъ валикомъ, часть этихъ крайнихъ клѣтокъ энтодерма, лежащая надъ краевымъ валикомъ, попадаетъ между углубляющимся энтодермомъ и экзодермомъ. Она то и составляетъ зачатокъ мезодерма. По мѣрѣ выростапія первичной пищеварительной полости вверхъ, клѣтки энтодерма лежащія надъ сводомъ этой полости переходятъ въ эмбриональный зачатокъ, присоединяются сверху къ первымъ клѣткамъ мезодерма, которыя въ это время размножаются, становятся вслѣдствіе размноженія меньше и скоро сравниваются въ величинѣ съ клѣтками краеваго валика. Этѣ вновь присоединившіяся клѣтки также дѣлятся, также уменьшаются и

превращаются въ новый слой мезодерма, прилегающій сверху къ первому. Такимъ образомъ въ продолженіи всего періода образованія первичной пищеварительной полости происходитъ нарастаніе клѣтокъ мезодерма сверху, которое идетъ параллельно съ разрастаніемъ первичной пищеварительной полости и оканчивается съ ея окончательнымъ образованіемъ.

Въ заключеніи намъ остается рассмотретьъ измѣненія сегментаціонной полости, которая достигаетъ maximum своего развитія при началѣ образованія первичной пищеварительной полости и къ концу этого процесса совершенно исчезаетъ. Сегментаціонная полость сначала заключается между верхнимъ и нижнимъ зародышевыми листами (фиг. 33 Fh). Первый образуетъ сводъ ея, второй ея дно. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія (фиг. 34, 35, 37) она уже со всѣхъ сторонъ заключена въ нижнемъ зародышевомъ листѣ, вслѣдствіе того что подъ верхнимъ листомъ, образующимъ ея сводъ, ложится слой клѣтокъ нижняго листа. Причину такого передвиженія клѣтокъ нижняго листа подъ первоначальнымъ сводомъ сегментаціонной полости надо искать отчасти въ дѣленіи клѣтокъ нижняго листа, отчасти въ образованіи и разрастаніи первичной пищеварительной полости. Мы видѣли, что краевыя клѣтки энтодерма дѣлятся скорѣе, чѣмъ центральныя. Вслѣдствіе этого болѣе быстрого размноженія краевыхъ клѣтокъ, краевая часть энтодерма должна разрастаться, отчасти вверхъ, отчасти внизъ. Разрастаніе внизъ служитъ, какъ мы видѣли, поводомъ къ образованію мезодерма, такъ какъ эта разрастающаяся часть энтодерма внѣдряется въ эмбриональный зачатокъ и даетъ матеріалъ для образованія мезодерма. При разрастаніи же краеваго слоя энтодерма вверхъ, этотъ слой встрѣчаетъ наименьшее сопротивленіе со стороны сегмента-

ціонной полости; вслѣдствіе этого клѣтки лежація по краямъ дна сегментаціонной полости должны вслѣдствіе размноженія двигаться (конечно пассивно) вверхъ подъ сводомъ сегментаціонной полости и образовать слой, лежащій непосредственно подъ верхнимъ зародышевымъ листомъ. Такой слой мы въ дѣйствительности и встрѣчаемъ въ стадіи, нарисованной на фиг. 34 и слѣд. Образование первичной пищеварительной полости въ значительной степени способствуетъ такому передвиженію краевыхъ клѣтокъ энтодермы, такъ какъ пищеварительная полость, разрастаясь, давитъ на клѣтки лежація надъ нею и заставляетъ ихъ двигаться вверхъ.

Къ концу образованія зародышевыхъ листовъ сегментаціонная полость значительно уменьшается (фиг. 38 Fh). Она ложится на брюшной сторонѣ зародыша, теряетъ свою прежнюю правильную форму и представляетъ вообще признаки, предвѣщающіе скорое ея исчезновеніе, которое и совершается въ непосредственно слѣдующей стадіи развитія (фиг. 50).

Переходимъ къ сравненію описанныхъ съ этой главѣ явленій съ соотвѣтственными явленіями другихъ, сродныхъ съ стерлядью въ эмбриологическомъ отношеніи, животныхъ. Наружныя измѣненія яйца стерлядей въ періодъ образованія зародышевыхъ листовъ представляютъ, какъ уже извѣстно изъ наблюденій *Гюалевскаго*, *Овсянникова* и *Вайнера*, полную аналогію съ измѣненіями яйца амфибій. Большинство ученыхъ склонно принимать, что яйцо амфибій, въ этотъ періодъ развитія представляетъ такъ назыв. стадію гастрюла. Такъ какъ развитіе стерляди въ это время вполне походитъ на развитіе амфибій, то понятно что это заключеніе можетъ быть перенесено и на стерлядей. Мы видѣли



однако, что относительно способа образованія зародышевыхъ листовъ у амфибій существуетъ весьма сильное разногласіе мнѣній, что это разногласіе касается самыхъ существенныхъ явленій этого процесса, и что оно должно непременно оказывать весьма сильное вліяніе на общіе выводы, вытекающіе изъ изученія фактовъ. Такъ какъ кромѣ того развитіе стерляди находится въ причинной связи съ развитіемъ низшихъ рыбъ, какъ *Amphioxus* и циклостомы, то я считаю необходимымъ указать на отношеніе стерляди къ этимъ низшимъ рыбамъ; этимъ можно установить вмѣстѣ съ тѣмъ условія, при которыхъ можетъ быть принято существованіе стадіи гастрюла.

Результаты наблюденій, изложенныхъ въ настоящей главѣ могутъ быть резюмированы въ слѣдующихъ положеніяхъ:

1) Просегментированное яйцо стерляди состоитъ изъ двоякаго рода элементовъ: малыхъ и большихъ сегментныхъ клѣтокъ, изъ которыхъ первыя занимаютъ верхнюю, вторыя—нижнюю часть яйца. Верхніе клѣтки имѣютъ значеніе верхняго зародышеваго листа, нижнія—нижняго листа.

2) Первичная пищеварительная полость происходитъ черезъ углубленіе нижняго зародышеваго листа подъ краемъ краеваго валика.

3) Средній зародышевый листъ (мезодерма) образуется изъ нижняго листа, клѣтки котораго входятъ въ эмбриональный зачатокъ сверху и ложатся между верхнимъ листомъ и спинною стѣнкою первичной пищеварительной полости.

Изъ всѣхъ этихъ положеній для насъ особенно важны первыя два, касающіяся первыхъ моментовъ дифференцированія эмбриональныхъ клѣтокъ въ зародышевые листы и образованія первичной пищеварительной полости. Мы видѣли выше, что именно относительно этихъ то процессовъ

[illegible]

животныхъ мы должны несомнѣнно брать развитіе амфіокса, то при выработываніи общихъ выводовъ относительно гастрюла, или вообще основной формы зародыша, конечно прежде всего мы должны обращаться за сравненіями къ этому низшему позвоночному. Первоначальная эмбриональная форма, которую мы встрѣчаемъ у амфіокса есть пузырь состоящій изъ однородныхъ клѣтокъ, такъ наз. стадія бластула; изъ этой стадіи образуется чистѣйшая форма гастрюла черезъ углубленія одной стѣнки этого пузыря въ другую. При этомъ углубляющаяся стѣнка превращается въ внутреннюю оболочку пищеварительнаго канала или въ нижній зародышевый листъ, а верхняя стѣнка гастрюла будетъ составлять верхній зародышевый листъ. Переходя отъ этой коренной гастрюла амфіокса къ развитію другихъ рыбъ, мы встрѣчаемъ у послѣднихъ видоизмѣненіе этой формы, обусловленное, по справедливому замѣчанію *Геккеля* <sup>(1)</sup> и *Бальфора* <sup>(2)</sup> скопленіемъ питательной массы желтка въ клѣткахъ энтодерма.

Образованіе зародышевыхъ листовъ у стерляди представляетъ значительную аналогію съ этимъ процессомъ у амфіокса. У стерлядей мы встрѣчаемъ во первыхъ стадію бластула, во вторыхъ образованіе первичной пищеварительной полости черезъ углубленіе одной стѣнки бластула, представляющей энтодермъ. Стадію бластула представляетъ яйцо нарисованное въ продольномъ разрѣзѣ на фиг. 32 и 33; начало гастрюляціи мы видимъ на фиг. 34, когда нижній листъ начинаетъ углубляться внутрь для образованія первичной пищеварительной полости. Не смотря на это сходство въ раз-

---

<sup>(1)</sup> *Jenaische Zeitschr.* Bd. IX.

<sup>(2)</sup> *Balfour*, On the early stages of development of Vertebrata. Quart. Journ. of. micr. Sc. 1875.



и нѣсколько расширено на брюшную сторону. Такое одностороннее развитіе первичной пищеварительной полости имѣетъ весьма важное морфологическое значеніе, такъ какъ на основаніи ассиметріи бластопора, *Petromyzon* представляетъ переходную форму между амфиоксомъ и ганоидами т. е. занимаетъ въ эмбриологическомъ отношеніи такое же мѣсто, какъ и въ системѣ рыбъ. *Бальфоръ*, въ своемъ прекрасномъ сочиненіи о первыхъ стадіяхъ развитія позвоночныхъ, представляетъ схему гипотетическаго животнаго, которое должно бы на основаніи первыхъ явленій развитія занимать среднее мѣсто между амфиоксомъ и амфибіями; онъ ссылается при этомъ на *Petromyzon* (по Овсянникову), какъ на форму, которая отвѣчаетъ его схемѣ. Соглашаясь вполне съ этими соображеніями *Бальфора*, я съ своей стороны нахожу нужнымъ добавить, что распространеніе Русконіева отверстія со спинной стороны на брюшную у стерлядей и у амфибій должно представлять результатъ дальнѣйшихъ измѣненій яйца,—приобрѣтенное, а не унаслѣдованное свойство. Какъ унаслѣдованную отъ амфиокса форму мы должны разсматривать ту стадію развитія, которая существуетъ у циклостомъ съ овальнымъ бластопоромъ и у ганондъ съ серпообразнымъ.

И такъ, взявъ за исходную точку развитіе амфиокса и изслѣдовавъ развитіе циклостомъ, ганондъ и амфибій относительно ихъ первыхъ стадій, мы въ состояніи объяснить, на основаніи развитія амфиокса, цѣлый рядъ явленій у циклостомъ, ганондъ и амфибій. Развитіе этихъ болѣе высшихъ формъ позвоночныхъ вытекаетъ какъ необходимое слѣдствіе изъ развитія амфиокса, а различныя видоизмѣненія гастрюла у всѣхъ этихъ формъ находятъ довольно вѣроятное объясненіе въ распредѣленіи и накопленіи питательнаго желтка въ ихъ яйцахъ.

Разсматривая эти эмбриологическіе факты съ филогенетической точки зрѣнія, мы, я думаю, имѣемъ право выразить генетическое отношеніе между указанными формами позвоночныхъ животныхъ въ слѣдующихъ тезисахъ: 1) Ганюиды и циклостомы представляютъ одну генеалогическую вѣтвь, коренной формой которой можетъ служить амфиоксъ. 2) Циклостомы отклонились отъ этой формы раньше ганюидъ и это отклоненіе первоначально обуславливалось накопленіемъ питательнаго матеріала въ нижней части икры яйца. 3) Ганюиды и батрахіи уклонились впоследствии отъ какой нибудь циклостоомообразной формы и это уклоненіе первоначально обуславливалось распространеніемъ ихъ пищеварительной полости со спинной стороны на брюшную. Эти отношенія, между амфиоксомъ, циклостомами, ганюидами и батрахіями, выраженные уже въ первыхъ стадіяхъ ихъ развитія, могутъ быть прослѣжены и въ послѣдующихъ стадіяхъ съ такою же, если не съ болѣею ясностью.

Всѣ эти выводы могутъ быть сдѣланы, выходя изъ того положенія, что нижняя крупнозернистая и крупноклѣтная часть просегментированнаго яйца представляетъ нижній зародышевый листъ. Посмотримъ теперь къ какимъ выводамъ мы можемъ придти, если примемъ, что нижнія клѣтки яйца не представляютъ нижняго зародышеваго листа и не имѣютъ образовательнаго значенія, а представляютъ питательно-желточныя клѣтки, (*Dotterzellenmasse*), какъ это принимаетъ *Гетте* для амфибій. Въ такомъ случаѣ вся постепенность явленій, замѣчаемая въ первомъ случаѣ, исчезаетъ. У ганюидъ и у батрахій въ этомъ послѣднемъ случаѣ мы не находимъ стадіи бластула, такъ какъ та форма, которую мы раньше обозначили какъ бластулу (фиг. 32 и 33), не будетъ уже представлять таковой, потому что нижнія клѣтки ея не суть

эмбриональныя клітки, а желтокъ. Что же касается гастрюла, то, хотя Гетте и принимаетъ ее, но нетрудно убѣдиться, что это можетъ быть сдѣлано только съ большими натяжками. По Гетте пищеварительная полость образуется черезъ загибаніе первичнаго зародышеваго листа внутрь желточной массы. Загнувшаяся часть представляетъ вторичный листъ. Такъ какъ у амфибій загибаніе происходитъ совершенно аналогично съ стерлядьми, то одного взгляда на фиг. 34—38 достаточно для того, чтобы убѣдиться, что загнувшійся нижній зародышевый листъ на верхушкѣ первичной пищеварительной полости (на сводѣ ея) прерывается какъ на брюшной такъ и спинной сторонѣ. Слѣдовательно, если исключить въ яйцѣ *Vombinator* желточную массу, если предположить напр. что она выпала (срав. фиг. 34 Гетте Unke таблица II) то дно гастрюла (часть противоположная Русковіевому отверстию) окажется состоящимъ не изъ энтодерма и эктодерма, а только изъ одного послѣдняго, что совершенно противорѣчитъ понятію о гастрюла. Изъ всѣхъ извѣстныхъ видоизмѣненій гастрюла у различныхъ животныхъ только гастрюла, образующаяся черезъ такъ наз. эпиглоію и встрѣчающаяся у *Rugosa* (по Зелевѣ) походить на эту эмбриональную форму лягушекъ, если объяснить послѣднюю согласно съ Гетте. *Rugosa* представляетъ однако исключительный случай не только между моллюсками, но и между всѣми животными вообще, и притомъ ни одно изъ позднѣйшихъ изслѣдованій по исторіи развитія моллюсковъ ни сколько не подтверждаетъ дѣйствительнаго существованія подобной эмбриональной формы.

Впослѣдствіе, при разсмотрѣніи образованія пищеварительнаго канала, мы подробнѣе разсмотримъ вопросъ объ участіи крупнозернистыхъ клітокъ энтодерма (брюшной части энтодерма) въ образованіи брюшной стѣнки пищевари-

тельного канала. Теперь я замѣчу только, что энтодермическая стерляди вполне соответствует „Darmdrüsenkeim“ лягушек (по Ремаку). Онъ состоитъ какъ сказано выше, изъ спинной и брюшной части, и обѣ эти части не представляютъ рѣзкихъ границъ между собою. Гетте, придавая крупновѣстистымъ клѣткамъ Vombinator значеніе желточной массы не играющей слѣдовательно активной роли при образованіи пищеварительнаго канала, находитъ однако, что и у Vombinator не существуетъ рѣзкой границы между такъ наз. Dotterzellenmasse и клѣтками энтодерма (Gotte loc cit стр. 260). Это отсутствіе границы, по моему мнѣнію въ значительной степени затрудняетъ возможность образованія энтодермическаго канала исключительно изъ спинной стѣнки энтодерма (изъ энтодерма въ смыслѣ Гетте), какъ это принимаетъ Гетте для Vombinator, а вмѣстѣ съ тѣмъ представляетъ довольно важный аргументъ противъ мнѣнія Гетте объ исключительно питательномъ значеніи его такъ наз. Dotterzellenmasse его.

## Г Л А В А V.

### РАЗВИТІЕ НАРУЖНЫХЪ И ВНУТРЕННИХЪ ОРГАНОВЪ ДО ВЫХОДА ЗАРОДЫША ИЗЪ ЯЙЦА.

Въ исторіи развитія стерлядей весьма трудно разграничить періодъ образованія зародышевыхъ листовъ отъ періода образованія первыхъ зачатковъ органовъ, какъ это дѣлается относительно другихъ животныхъ. У стерляди обрастаніе нижней (темной) части яйца верхней, ведущей за собою дальнѣйшее дифференцированіе зародышевыхъ листовъ, идетъ рядомъ съ первымъ началомъ образованія ор-



новъ. Вслѣдствіе этого средній зародышевый листъ, который въ первое время развитія представляетъ наибольшія измѣненія, уже при своемъ образованіи даетъ начало извѣстнымъ органамъ, происходящимъ изъ него.

Весь длинный періодъ развитія зародыша, до вылупленія его изъ яйца, можетъ быть для удобства раздѣленъ на два періода, изъ которыхъ въ первомъ начинается образованіе первыхъ органовъ зародыша, дальнѣйшее развитіе которыхъ происходитъ во второмъ. Первый періодъ начинается образованіемъ зародышеваго щита, первичной или осевой пластинки и первичной бороздки и оканчивается замыканіемъ первной бороздки; второй заключается въ дальнѣйшихъ измѣненіяхъ зачатковъ органовъ, происшедшихъ въ первомъ періодѣ изъ трехъ зародышевыхъ листовъ и оканчивается вылупленіемъ зародыша изъ яйца.

## 1. ИЗМѢНЕНІЯ ЯЙЦА ДО ЗАМЫКАНІЯ ПЕРВНОЙ БОРОЗДКИ.

Наружныя измѣненія яйца въ періодъ образованія первичной бороздки до замыканія первной бороздки были описаны *Ковалевскимъ*, *Овсянниковымъ* и *Вагнеромъ*, и прежде чѣмъ я приступлю къ изложенію собственныхъ наблюденій, я вкратцѣ изложу результаты наблюденій моихъ предшественниковъ, которые главнымъ образомъ касаются явленій, замѣтныхъ на яйцѣ снаружи. По наблюденіямъ Ковалевскаго, Овсянникова и Вагнера, тотчасъ же послѣ образованія Русковіевой бороздки надъ верхнимъ краемъ послѣдней образуется зародышевый щитъ. Послѣдній затѣмъ удлиняется; по срединѣ его образуется первичная полоска, а по бокамъ ея „двѣ концентрическія дуги“. Наружная изъ этихъ дугъ составляетъ край утолщеннаго средняго листа, внутренняя—медулярныя пластинки. Ко времени появленія упомянутыхъ сейчасъ образованій, сегментаціонная по-



ной стѣнкой первичной пищеварительной полости. Вслѣдствіе образованія мезодерма надъ спинной стѣнкой пищеварительной полости, зародышевый щитъ, становится еще болѣе замѣтнымъ снаружи, такъ какъ онъ толще всей остальной поверхности яйца.

Этѣ внутреннія причины обуславливаютъ форму и ростъ зародышевого щита. Такъ какъ зародышевый щитъ есть утолщенная часть зародыша, лежащая надъ первичной пищеварительной полостью, то онъ вполне выражаетъ своею формою форму первичной пищеварительной полости. Ростъ его вверхъ есть не болѣе какъ выраженіе внутреннихъ измѣненій, связанныхъ съ разрастаніемъ первичной пищеварительной полости и мезодерма.

Время образованія зародышевого щита совершенно справедливо обозначено Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ. Зародышевый щитъ начинаетъ образоваться къ концу перваго дня развитія т. е. тогда же, когда начинается углубленіе нижняго зародышевого листа для образованія первичной пищеварительной полости. Верхній зародышевый листъ занимаетъ тогда около  $\frac{1}{4}$  поверхности яйца.

На слѣдующій день, когда верхній зародышевый листъ покрываетъ уже около  $\frac{1}{4}$  поверхности яйца, становятся замѣтными весьма важныя измѣненія на зародышевомъ щитѣ. По срединѣ его образуется бороздка, до 0,7''' длинны, которая окружена двумя валиками, сходящимися другъ съ другомъ напереди (фиг. 39). Заднимъ концомъ своимъ бороздка упирается непосредственно въ Русконіево отверстіе, такъ что валики, ограничивающіе ее, непосредственно переходятъ въ краевой валикъ верхняго зародышевого листа, вслѣдствіе чего край верхняго листа представляетъ на заднемъ концѣ бороздки вырѣзку.

Промежуточных стадій между только что описанною стадіею и тою, гдѣ зародышевый щитъ только что образуется мнѣ не пришлось наблюдать на свѣжихъ яйцахъ, поэтому я не могу сказать съ достовѣрностью видна ли на живыхъ яйцахъ снаружи описанная Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ „первичная полоска“, образующаяся по срединѣ зародышевого щита. Поперечные разрѣзы, которые я изслѣдовалъ изъ такихъ промежуточныхъ стадій показываютъ, какъ увидимъ дальше, что зародышевый щитъ по срединѣ утолщенъ; на спиртовыхъ препаратахъ это утолщеніе снаружи незамѣтно.

Описанная въ разсмотрѣнной стадіи развитія бороздка составляетъ первичную или спинномозговую бороздку. Устерлядей невозможно опредѣлить разницы между первичною и спинномозговою бороздами, какъ это принимаютъ относительно другихъ позвоночныхъ животныхъ напр. относительно курицы (Дюрси, Бальфордъ, Келликеръ, Рауберъ и проч.). Тамъ появленіе первичной бороздки предшествуетъ появленію нервной и сопряжено съ извѣстными измѣненіями зародышевыхъ листовъ. Здѣсь первичная бороздка, если можно назвать описанную бороздку этимъ именемъ, непосредственно переходитъ въ нервную бороздку. Въ слѣдующей стадіи развитія она расширяется на своемъ переднемъ концѣ. Это расширение имѣетъ почти ромбоидальную форму (фиг. 40) и составляетъ зачатокъ головного мозга. Въ слѣдующей стадіи развитія средняя часть бороздки также расширяется (фиг. 41). Дальнѣйшія, замѣтныя снаружи измѣненія бороздки, состоятъ въ ростѣ ея, который идетъ рядомъ съ ростомъ верхней (свѣтлой) части яйца, и затѣмъ въ замыканіи ея. Замыканіе начинается, какъ справедливо замѣчено было уже Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ,

на средней части бороздки; послѣ средней части замыкается передняя и наконецъ и задняя часть бороздки.

Чтобы покончить съ описаніемъ наружнаго вида спинномозговой бороздки, мы должны обратить вниманіе на двѣ существенныя части ея: переднюю и заднюю. Передняя расширенная часть важна потому, что составляетъ зачатокъ головного мозга; задняя имѣетъ весьма важное значеніе по своимъ отношеніямъ къ первичной пищеварительной полости. Мы видѣли что передняя часть представляетъ при своемъ обособленіи ромбoidalную ямку, составляющую непосредственное продолженіе спинномозговой бороздки. Она направлена впередъ однимъ изъ своихъ угловъ, заостряется къ переднему концу; это заостреніе составляетъ первый зачатокъ передняго мозговаго пузыря, который обособляется послѣ замыканія нервной бороздки и будетъ описанъ во второй части этой главы.

Задняя часть нервной бороздки непосредственно соединяется съ первичною пищеварительною полостью черезъ Русконіево отверстіе. Это замѣчательное соединеніе, открытое Ковалевскимъ у поперечноротыхъ, имъ же съ Овсянниковымъ и Вагнеромъ у стерлядей, потомъ имъ же у многихъ другихъ позвоночныхъ животныхъ и подтвержденное впоследствии многими другими наблюдателями (Бальфуromъ, Гетте, Рауберомъ и проч.), представляетъ въ высшей степени поразительное явленіе. Оно существуетъ у зародышей стерлядей весьма долго; только къ концу развитія связь между пищеварительною полостью и полостью спиннаго мозга нарушается. Мы видѣли, что спинномозговые валики переходятъ изади въ краевой валикъ, окружающій Русконіево отверстіе и желточную пробку, запирающую это отверстіе. По мѣрѣ обрастанія нижней части верхней, желточная пробка становится все меньше и меньше. Вслѣдствіе

того, что краевой валикъ, окружающій Русконіево отверстіе, непосредственно переходитъ въ спинномозговые валики, въ послѣднихъ стадіяхъ замыканія спинномозговой трубки Русконіево отверстіе получаетъ грушевидную форму, заостренный конецъ его непосредственно переходитъ въ спинномозговую бороздку. При окончательномъ же замыканіи задней части бороздки зародыша, Русконіево отверстіе является въ видѣ продольной щели, лежащей по направленію продольной оси яйца.

Замѣчательно, что замыканіе спинномозговой бороздки въ средней и передней части зародыша а также и образованіе различныхъ органовъ, напр. первичныхъ сегментовъ и проч. не всегда идетъ параллельно съ постепеннымъ исчезаніемъ желточной пробки, какъ это я указалъ уже въ моемъ предварительномъ сообщеніи (<sup>1</sup>). Въ нѣкоторыхъ случаяхъ желточная пробка втягивается до образованія первичныхъ сегментовъ, въ другихъ же случаяхъ (напр. фиг. 43) можно наблюдать зародышей совершенно нормально развитыхъ, у которыхъ развиты Вольфовы каналы, обособилось нѣсколько паръ первичныхъ сегментовъ и у которыхъ тѣмъ не менѣе торчитъ изъ Русконіева отверстія довольно значительная масса темныхъ клѣтокъ. Для того, чтобы убѣдиться, что подобное явленіе не есть слѣдствіе аномальнаго развитія, я изолировалъ такія яйца и всегда получалъ изъ нихъ совершенно нормально развитыхъ рыбокъ.

Боковые части зародышеваго щита претерпѣваютъ уже до замыканія спинномозговой бороздки довольно значительныя измѣненія. Незадолго до замыканія бороздки, по обѣимъ сторонамъ ея появляются двѣ бѣлыхъ полосы, нѣсколько

---

(<sup>1</sup>) См. приложение къ протоколу 89 засѣданія Казанскаго Общества естествоиспытателей.

расходящихся къ заднему концу щита (фиг. 42 Wg). Эти полоски составляют зачатки первично-почечныхъ (Вольфовыхъ) каналовъ и, что касается наружнаго ихъ вида, были описаны совершенно правильно моими предшественниками. Боковыя части зародышеваго щита раздѣляются зачатками Вольфовыхъ каналовъ на два отдѣла, внутренній находящій между Вольфовыми каналами и мозговой бороздкой и составляющій пластинки первичныхъ сегментовъ и наружный, заключающійся между Вольфовыми каналами и краемъ зародышеваго щита и составляющій боковыя пластинки. Зачатки Вольфовыхъ каналовъ появляются сначала въ средней части зародышеваго щита. Передній конецъ ихъ, который и впоследствии сохраняетъ свое первоначальное отношеніе къ остальнымъ органамъ, лежитъ у границы головнаго расширенія спинномозговой трубки; къзади Вольфовы каналы продолжаются недалеко и на всемъ своемъ протяженіи въ первыхъ стадіяхъ развитія представляютъ прямыя не изогнутыя полоски.

Окончивъ разсмотрѣніе наружныхъ измѣненій зародыша въ періодъ образованія спинномозговой трубки переходимъ теперь къ изученію внутренняго строенія зародыша въ различныхъ стадіяхъ этого періода, начиная съ той стадіи развитія, когда на зародышевомъ щитѣ появляются первые слѣды образованія разсмотрѣнныхъ нами органовъ.

Появленіе нервной бороздки происходитъ, какъ мы видѣли, довольно рано, но еще раньше чѣмъ становится видною снаружи нервная бороздка происходятъ въ зародышевомъ щитѣ измѣненія, имѣющія весьма важное, вліяніе на описанныя наружныя явленія.

Уже въ то время, когда верхній зародышевый листъ обрастаетъ только  $\frac{1}{2}$  яйца т. е. вскорѣ послѣ начала образованія первичной пищеварительной полости на спинной

того, что краевой ва-  
непосредственно не  
последних стаді-  
коніево отверст-  
ный конецъ  
мозговую бо-  
ней части  
въ видѣ  
дольно

ѣтнимъ утолщеніе, въ  
ѣ и образующійс

изъ этой  
ченіе

Ах,

дается впутъ

отъ этой средней осе.

а, верхній и средній листъ ста.

въ  
а краю щита оба листа состоятъ только  
Р  
довъ клѣтокъ. Это утолщеніе, которое можетъ  
азвано осевымъ, играетъ весьма важную роль въ  
льѣйшихъ процессахъ развитія средней части зародышеваго щита, такъ какъ оно служитъ приготовленіемъ къ образованію первыхъ органовъ появляющихся въ осевой части: нервной системы и *chorda dorsalis*. Поэтому мы разсмотримъ его подробно.

Изъ того уже, что было сообщено въ предыдущей главѣ, видно, что верхній зародышевый листъ состоитъ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. На всей поверхности яйца, на которой находится верхній листъ, оба эти слоя почти одинаковы. Они состоятъ вездѣ, за исключеніемъ зародышеваго щита, изъ сплюснутыхъ клѣтокъ и отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что клѣтки верхняго слоя содержатъ большое количество пигмента, котораго въ клѣткахъ нижняго слоя нѣтъ. Въ зародышевомъ щитѣ оба упомянутые слоя представляютъ различное строеніе. Утолщеніе верхняго зародышеваго листа, о которомъ сейчасъ было упомянуто, происходитъ, какъ можно убѣдиться при изслѣдованіи препаратовъ съ помощью сильнаго увеличенія (фиг. 43 А), на счетъ только основнаго слоя (фиг. 43 Ех'). Покровный слой (фиг. 43 Ех') на всемъ протя-



женія состоитъ только

въ зародышевого

то мѣръ того,

чію, онѣ с'

въ осев

то

1

льный сл.

жность верхнему

во всемъ зародышевомъ щѣ

осевой пластинкѣ клетки этѣ с.

чего тамъ основной слой является в.

мы назовемъ мозговымъ утолщеніемъ (фиг.

Клѣтки основнаго слоя весьма тѣсно при.

въ другу и вслѣдствіе взаимнаго давленія получа.

гональную форму. Направленіе ихъ въ осевомъ утол.

въ этой стадіи развитія перпендикулярно къ продольно.

оси яйца; въ слѣдующей стадіи, какъ увидимъ далѣе, это

положеніе нѣсколько измѣняется. Крайнія клѣтки утолще-

нія больше центральныхъ; всѣ онѣ оканчиваются внутрь за-

остренными концами; нижнія клѣтки большею частью тре-

угольной формы, лежатъ основаніями на нижнемъ краю

осеваго утолщенія, а верхушками вдаются между заострен-

ными концами верхнихъ клѣтокъ.

И такъ, первыя измѣненія экзодерма состоятъ въ томъ,

что покровный слой его сплющивается по направленію отъ

края зародышеваго щита къ осевому утолщенію, основной

напротивъ утолщается въ томъ же самомъ направленіи.

Измѣненія мезодерма совершенно аналогичны съ измѣненіями

нижняго слоя экзодерма. Мезодермъ также утолщается

по направленію отъ края зародышеваго щита къ осевому

стадіи развитія состояли

ональных клѣтокъ, со-

сплюснутыхъ клѣтокъ.

мщеніемъ можно за-

клѣтокъ, во клѣт-

зговаго утолщенія

жковыхъ частей

онцентрирова-

оси зароды-

длинняются,

иваются.

облен-

объ-

за-

Утолщеніе  
клетки  
оси  
зависитъ  
отъ  
давленія

сторонѣ зародыша становится замѣтнымъ утолщеніе, въ которомъ принимаютъ участіе верхній и образующійся средний зародышевые листы.

Наблюдая разрѣзы сдѣланные изъ этой стадіи развитія, можно уже при маленькомъ увеличеніи (фиг. 43) убедиться что наиболѣе утолщенная часть зародышевого щита есть его осевая часть (фиг. 43 Аху). Здѣсь средний зародышевый листъ нѣсколько вдается внутрь пищеварительной полости; начиная отъ этой средней осевой части зародышевого щита, верхній и средний листъ становятся тоньше и на краю щита оба листа состоятъ только изъ трехъ рядовъ кѣлокъ. Это утолщеніе, которое можетъ быть названо *осевымъ*, играетъ весьма важную роль въ дальнѣйшихъ процессахъ развитія средней части зародышевого щита, такъ какъ оно служитъ приготовленіемъ къ образованію первыхъ органовъ появляющихся въ осевой части: нервной системы и *chorda dorsalis*. Поэтому мы рассмотримъ его подробно.

Изъ того уже, что было сообщено въ предыдущей главѣ видно, что верхній зародышевый листъ состоитъ изъ двухъ слоевъ кѣлокъ. На всей поверхности яйца, на которой находится верхній листъ, оба эти слоя почти одинаковы. Они состоятъ изъ кѣлокъ, за исключеніемъ зародышевого щита, изъ сплюснутыхъ кѣлокъ и отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что кѣлки верхняго слоя содержатъ большое количество пигмента, котораго въ кѣлкахъ нижняго слоя нѣтъ. Въ зародышесомъ щитѣ оба упомянутые слоя представляютъ различное строеніе. Утолщеніе верхняго зародышевого листа о которомъ сейчасъ было упомянуто, происходитъ, какъ можно убедиться при изслѣдованіи препаратовъ съ помощью сильнаго увеличенія (фиг. 43 А), на счетъ только основнаго слоя (фиг. 43 Ех'). Покровный слой (фиг. 43 Ех') на всемъ протяжении

женіи состоитъ только изъ одного слоя сплюснутыхъ клѣтокъ. Въ зародышевого щита клѣтки покровнаго слоя утолщаются; по мѣрѣ того, какъ этѣ клѣтки подвигаются къ осевому утолщенію, онѣ становятся болѣе и болѣе плоскими, такъ что въ самомъ осевомъ утолщеніи онѣ составляютъ весьма тонкій и только при большомъ увеличеніи ясно различаемый слой.

Основной слой верхняго зародышевого листа, въ противоположность верхнему весьма сильно утолщается и состоитъ во всемъ зародышевомъ щитѣ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Въ осевой пластинкѣ клѣтки этѣ становятся больше, вслѣдствіе чего тамъ основной слой является въ формѣ валика, который мы назовемъ мозговымъ утолщеніемъ (фиг. 43 A, Ex", 44 Mdv). Клѣтки основнаго слоя весьма тѣсно прилегаютъ другъ къ другу и вслѣдствіе взаимнаго давленія получаютъ полигональную форму. Направленіе ихъ въ осевомъ утолщеніи въ этой стадіи развитія перпендикулярно къ продольной оси яйца; въ слѣдующей стадіи, какъ увидимъ далѣе, это положеніе нѣсколько измѣняется. Крайнія клѣтки утолщенія больше центральныхъ; всѣ онѣ оканчиваются внутрь заостренными концами; нижнія клѣтки болѣею частью треугольной формы, лежатъ основаніями на нижнемъ краю осевого утолщенія, а верхушками вдаются между заостренными концами верхнихъ клѣтокъ.

И такъ, первыя измѣненія экзодерма состоятъ въ томъ, что покровный слой его сплющивается по направленію отъ края зародышевого щита къ осевому утолщенію, основной напротивъ утолщается въ томъ же самомъ направленіи. Измѣненія мезодерма совершенно аналогичны съ измѣненіями нижняго слоя экзодерма. Мезодермъ также утолщается по направленію отъ края зародышевого щита къ осевому



щенія, которыя въ предыдущей стадіи развитія состояли изъ двухъ слоевъ большихъ полигональныхъ клѣтокъ, состоятъ теперь изъ одного только слоя сплюснутыхъ клѣтокъ. На границѣ ихъ съ мозговымъ утолщеніемъ можно замѣтить въ этой стадіи развитія два слоя клѣтокъ, но клѣтки эти гораздо меньше, чѣмъ клѣтки мозгового утолщенія (фиг. 44 А, Ех"). Уменьшеніе толщины боковыхъ частей экзодерма происходитъ вѣроятно вслѣдствіе концентрированія клѣтокъ основнаго слоя экзодерма около оси зародышеваго щита. У самой оси утолщенія клѣтки удлиняются, по мѣрѣ же удаленія отъ нея постепенно сплюсчиваются. Это концентрированіе выраженное уже въ видѣ обособленнаго зачатка нервной системы, мозгового утолщенія, обуславливается стягиваніемъ клѣтокъ къ продольной оси зародышеваго щита, на которой впослѣдствіи появляется спинная бороздка. Въ такомъ расположеніи клѣтокъ можно весьма легко убѣдиться при изслѣдованіи описываемаго поперечнаго разрѣза при сильномъ увеличеніи.

Мозговое утолщеніе основнаго слоя экзодерма въ этой стадіи развитія (фиг. 44 Мdv) состоитъ, какъ и въ предыдущей, изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Верхній слой, также какъ и въ предыдущей стадіи развитія, состоитъ изъ большихъ клѣтокъ, чѣмъ нижній; клѣтки его заострены на своемъ концѣ, обращенномъ къ нижнему, и отношеніе верхнихъ клѣтокъ къ нижнимъ остается тоже, какъ и въ предыдущей стадіи развитія, т. е. нижнія клѣтки вдаются своими концами между заостренными концами клѣтокъ верхняго слоя. Весьма важное отличіе представляетъ однако мозговое утолщеніе относительно расположенія клѣтокъ. Въ предыдущей стадіи клѣтки имѣли во всемъ нервномъ утолщеніи направленіе перпендикулярное къ продольной оси яйца или параллельное къ оси поперечнаго разрѣза. Въ настоящей стадіи такое

направленіе сохраняется только клѣтками лежащими по срединѣ утолщенія; по мѣрѣ же удаленія отъ средины къ краю, клѣтки ложатся наклонно и, чѣмъ болѣе онѣ удалены отъ средины, тѣмъ болѣе онѣ уклоняются отъ прежняго своего положенія. Всѣ клѣтки, лежащія по обѣимъ сторонамъ оси зародышеваго щита, расположены теперь къ ней радіально. При этомъ измѣненіи въ расположеніи клѣтокъ конечно измѣняется нѣсколько и форма ихъ. Принимая наклонное положеніе онѣ удлиняются; это удлиненіе выражается какъ въ клѣткахъ верхняго, такъ и нижняго слоя нервнаго утолщенія. Вслѣдствіе этого клѣтки верхняго слоя далѣе заходятъ своими концами въ нижній слой, тоже самое въ обратномъ направленіи совершается клѣтками нижняго слоя. Въ описываемой стадіи развитія нѣкоторыя верхнія клѣтки доходятъ почти до нижняго края нервнаго утолщенія, а нижнія, до верхняго какъ это видно на прилагаемой фиг. 44 А.

Всѣ описанныя измѣненія относятся къ самому нервному утолщенію, которое образуется изъ нижняго слоя экзодерма. Верхній слой, клѣтки котораго въ предыдущей стадіи развитія сильно сплющиваются въ области нервнаго утолщенія, въ описываемую стадію развитія также представляютъ интересныя измѣненія. Онѣ сливаются съ лежащими подъ ними клѣтками нервнаго утолщенія и этимъ собственно оканчивается роль ихъ въ образованіи первой системы; въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія этихъ клѣтокъ уже не видно.

*Мезодермъ* представляетъ въ описываемую стадію весьма важныя измѣненія. Онъ раздѣляется на центральную часть и двѣ боковыя. Центральная часть лежащая какъ разъ подъ нервнымъ утолщеніемъ экзодерма, составляетъ *chorda dorsalis*; боковыя части (фиг. 44 Stm) тѣсно прилегаютъ къ *chorda dorsalis* своими внутренними краями, и

составляют зачатки различных органовъ, берущихъ у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ свое начало изъ мезодерма. По отношенію къ предыдущей стадіи развитія (фиг. 43 и 43 А), теперешнее дифференцированіе мезодерма составляетъ непосредственное продолженіе ея. *Chorda dorsalis* образуется изъ осевого утолщенія мезодерма, которое мы обозначили еще въ предыдущей стадіи какъ зачатокъ этого органа. Боковыя части мезодерма прилегаютъ своими внутренними широкими краями непосредственно къ *chorda dorsalis*; между ними и послѣдней существуетъ однако ясная граница въ видѣ прямой линіи. Вслѣдствіе давленія боковыхъ частей, *chorda dorsalis* не представляетъ теперь въ поперечномъ разрѣзѣ форму круга, какъ въ послѣдующихъ стадіяхъ развитія, а форму четырехугольника съ выпуклыми верхнею и нижнею сторонами.

Что касается клѣтокъ *chorda dorsalis* и боковыхъ частей мезодерма, то форма ихъ мало измѣняется сравнительно съ предыдущей стадіей развитія, расположеніе же ихъ, особенно въ *chorda dorsalis*, представляетъ интересные особенности указывающія на то, что и въ мезодермѣ, и именно въ осевой части его, происходитъ концентрированіе клѣтокъ, которое вѣроятно и ведетъ къ обособленію хорды. Въ поперечномъ разрѣзѣ хорды можно различить нѣсколько центральныхъ клѣтокъ, которыя окружены периферическими. Центральныя клѣтки пятиугольны и составляютъ зерно вокругъ котораго располагаются периферическія. Послѣднія, также многоугольныя, заострены на своемъ внутреннемъ концѣ, обращенномъ къ центральнымъ клѣткамъ и расположены относительно ихъ въ видѣ радіусовъ. На основаніи такого расположенія клѣтокъ можно съ большимъ вѣроятіемъ предположить, что дифферен-

цирование хорды изъ осевого утолщенія мезодерма, также какъ и дифференцирование первнаго утолщенія происходитъ вслѣдствіе концентрированія клѣтокъ около оси, которая лежитъ на средней линіи осевого утолщенія. Коль скоро такое расположеніе въ зачаткѣ хорды совершилось, то вслѣдствіе уже особаго, концентрическаго расположенія клѣтокъ въ зачаткѣ хорды, этотъ зачатокъ обособляется отъ боковыхъ частей въ формѣ хорды.

Относительно боковыхъ частей мезодерма можно указать только на утолщеніе ихъ, которымъ обусловливается вообще утолщеніе всего зародышеваго щита. Въ гистологическомъ строеніи ихъ въ этой стадіи развитія незамѣтна никакой перемѣны. Тоже самое можно сказать и относительно энтодерма, который представляетъ сравнительно съ предыдущей стадіей отличіе только въ томъ отношеніи, что клѣтки его становятся больше.

Наиболѣе важное явленіе, замѣчаемое въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 45) состоитъ въ образованіи спинной бороздки (фиг. 45 Rf), которая является какъ разъ по срединѣ нервнаго утолщенія и представляетъ неглубокій желобокъ отличающійся отъ остальной поверхности яйца сильной пигментировкой. Отношеніе спинной бороздки къ клѣткамъ первнаго утолщенія, равно какъ и самое расположеніе этихъ клѣтокъ ясно указываютъ на то, что настоящая стадія развитія нервной системы есть только продолженіе предыдущихъ измѣненій т. е. концентрированія клѣтокъ нервнаго утолщенія. Нервное утолщеніе состоитъ теперь всего только изъ одного ряда клѣтокъ, которые расположены вѣрообразно относительно оси зародышеваго щита, въ первой бороздки. Среднія клѣтки нервнаго утолщенія идутъ прямо по направленію оси, боковыя же уклоняются отъ этого



направленія въ стороны. Однимъ словомъ въ этой стадіи развитія мы видимъ тоже самое расположеніе клѣтокъ, какъ и въ предыдущей, съ тѣмъ только различіемъ, что вмѣсто прежнихъ двухъ слоевъ нервнаго утолщенія, теперь существуетъ только одинъ слой удлинненныхъ и заостряющихся по направленію къ спинной бороздѣ клѣтокъ. Переходъ дву-слойнаго нервнаго зачатка въ однослойный, какъ мы это встрѣчаемъ въ описываемой стадіи, можетъ быть легко объясненъ явленіями описанными въ предыдущей стадіи. Мы видѣли, что въ послѣдней, клѣтки нервнаго утолщенія удлиняются и нѣкоторыя изъ верхнихъ клѣтокъ достигаютъ нижняго края, и на оборотъ нижнія достигаютъ верхняго края нервнаго утолщенія. Вслѣдствіе этого уже въ то время въ нѣкоторыхъ мѣстахъ упомянутое утолщеніе состояло изъ одного только слоя клѣтокъ; въ описываемой теперь стадіи, вслѣдствіе дальнѣйшаго удлинненія клѣтокъ, и вѣроятно вслѣдствіе продольнаго ихъ дѣленія, такое расположеніе клѣтокъ распространяется на весь зачатокъ нервной системы, который и состоитъ теперь изъ одного только слоя клѣтокъ.

Въ нервномъ зачаткѣ, послѣ появленія нервной бороздки, можно различить двѣ части: среднюю, на которой находится бороздка, и боковыя части, отличающіяся отъ средней тѣмъ, что онѣ прикрыты верхнимъ слоемъ экзодерма. Въ средней части, т. е. на днѣ бороздки, теперь совсѣмъ нѣтъ покровнаго слоя экзодерма; въ замѣнъ этого, периферическія части клѣтокъ, составляющія дно бороздки, сильно пигментированы. Этотъ пигментъ происходитъ изъ верхнихъ клѣтокъ экзодерма, которыя, какъ мы видѣли прежде, сливаются съ клѣтками нервнаго утолщенія.

Образованіе нервной бороздки находится въ зависимости отъ всѣхъ описанныхъ нами въ предыдущихъ стадіяхъ

измѣненій въ осевой части зародышевого щита, т. е. бокового роста боковыхъ клѣтокъ, сравнительно съ среднимъ. Вслѣдствіе этихъ измѣненій, среднія клѣтки перваго утолщенія будутъ гораздо короче крайнихъ, слѣдовательно средняя часть утолщенія будетъ тоньше боковыхъ частей. Такъ какъ нижній край перваго утолщенія прилегаетъ къ хордѣ, болѣе или менѣе ровный т. е. не вдавливаясь хордою на столько, чтобы среднія клѣтки перваго утолщенія могли бы своими наружными концами достигать уровня боковыхъ клѣтокъ, то разница въ ихъ величинѣ сравнительно съ клѣтками боковыхъ частей несомнѣнно должна повлечь за собою углубленіе средней части перваго утолщенія, которое и выражается первой бороздкой. Благодаря этой причины для образованія спинной бороздки, образованію ея способствуетъ еще сліяніе клѣтокъ верхняго слоя эктодерма, находившихся какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ послѣ появляется спинная бороздка. Въ пользу этого предположенія говоритъ 1, то что глубина бороздки совершенно соотвѣтствуетъ толщинѣ покровнаго слоя эктодерма и 2, то что отъ клѣтокъ покровнаго слоя, лежащихъ въ предыдущихъ стадіяхъ въ томъ мѣстѣ гдѣ теперь находится бороздка, осталось только небольшое количество пигмента скопляющагося на днѣ бороздки, самыя же клѣтки исчезли.

Дальнѣйшее развитіе перваго зачатка состоитъ въ ростѣ боковыхъ частей, которыя соотвѣтствуютъ такъ называемымъ медуллярнымъ пластинкамъ другихъ позвоночныхъ животныхъ. У другихъ позвоночныхъ эти пластинки возвышаются, сначала расходятся въ стороны и затѣмъ, загибаясь своими концами другъ къ другу срастаются и образуютъ, какъ извѣстно изъ описанія еще старыхъ эмбриологовъ, первую трубку. У стерлядей медуллярныя пластинки также загибаются другъ къ другу, на

онѣ не приподнимаются, и вслѣдствіе этого нервная бороздка у стерлядей не дѣлается глубже, какъ у многихъ другихъ позвоночныхъ, и становится только шире. Подобный же способъ роста медуллярныхъ пластинокъ и замыканія нервной трубки совершается у другихъ животныхъ, а притомъ, у животныхъ близко стоящихъ въ системѣ встрѣчается безразлично и тотъ и другой способъ замыканія нервной бороздки (напр. у амфибій). Въ сущности различіе между обоими этими способами заключается только въ формѣ, а не въ сущности самаго процесса и ведетъ за собою только различную первоначальную глубину нервной бороздки.

Фиг. 46 представляетъ поперечный разрѣзъ спинной части зародышеваго щита въ періодъ близкій къ замыканію нервной бороздки. Боковыя части нервного зачатка, медуллярныя пластинки, загибаются, какъ видно на рисункѣ, другъ къ другу, такъ что между концами ихъ осталось еще незначительная только часть не замкнутой спинной бороздки. Между загнутыми частями и среднею частью нервного зачатка можно замѣтить весьма узкую полость въ видѣ щели, которая составляетъ зачатокъ будущей полости спинномозговой трубки. Что касается расположенія клѣтокъ въ зачаткѣ мозговой трубки, то оно носитъ прежній характеръ: клѣтки идутъ въ радіальномъ направленіи, достигаютъ наибольшей величины съ боковыхъ частей зачатка, гдѣ онѣ и лежатъ нѣсколько наклонно относительно продольной оси нервной бороздки, тогда какъ средняя часть зачатка состоитъ изъ меньшихъ и расположенныхъ болѣе или менѣе перпендикулярно клѣтокъ.

Слѣдующая стадія развитія представляетъ уже бороздку замкнутую въ трубку. Такъ какъ процессъ замыканія

бороздки и образование мозговой трубки у стерлядей представляет изъяснихъ особенностей сравнительно съ другими позвоночными, у которыхъ этотъ процессъ былъ многократно описанъ, то я считаю лишнимъ останавливаться на описаніи деталей самого замигания. Я замѣчу только, что при замиганіи сходятся и срастаются края самого зачатка, состоящаго изъ основного слоя эктодермы, та же часть покровнаго слоя его. На прилагаемой фиг. 47 весьма ясно можно различить то мѣсто, гдѣ произошло сращиваніе обѣихъ медуллярныхъ пластинокъ. Въ этомъ мѣстѣ двѣ клетки верхняго слоя эктодермы нѣсколько больше остальныхъ клетокъ этого слоя и расположены такимъ образомъ, что между ними выдвигаются треугольные четыре клетки, закрывающія входъ въ спинномозговую трубку сверху; двѣ изъ этихъ клетокъ идутъ параллельно срезу разреза, двѣ другія лежатъ обочень перемычки. Остатокъ клетокъ, образующія спинномозговую трубку, располагаются въ одинъ слой радиально вокругъ полости этой трубки. Расположеніе и форма этихъ спинномозговыхъ клетокъ вполнѣ соответствуетъ расположенію и формѣ клетокъ нервного зачатка во время появленія спинномозговой бороздки. Отъ такъ ясно изъ сравненія фиг. 45 и 47, что не требуетъ дальнѣйшихъ поясненій.

Во время послѣднихъ двухъ стадій развитія спинномозговой трубки происходятъ весьма важныя измѣненія въ листѣ мезодермы, который заключается въ дальнѣйшемъ дифференцированіи этого зародышеваго листа и образованіи изъ него пластинокъ первичныхъ сегментовъ, боковыхъ пластинокъ и Волъфовыхъ каналовъ. Снаружи эти измѣненія выражаются появленіемъ зачатковъ Гольфовыхъ каналовъ (фиг. 42 Wg) которые и раздѣляютъ боковыя части зародыше-

ваго щита на боковыя пластинки и пластинки первичныхъ сегментовъ. Это образованіе Вольфовыхъ каналовъ становится замѣтнымъ въ первый разъ въ той стадіи развитія, когда уже медулярныя пластинки загибаются для образованія мозговой трубки (фиг. 46). На извѣстномъ разстояніи отъ края нервного зачатка въ массѣ мезодерма можно замѣтить съ каждой стороны по группѣ клѣтокъ, которыя отдѣляются отъ остальной части мезодерма узкимъ промежуткомъ. Въ описываемой стадіи развитія эти группы клѣтокъ имѣютъ четырехугольную форму и основаніемъ своимъ соединяются съ остальными клѣтками мезодерма (фиг. 46 Wg); подъ каждымъ зачаткомъ Вольфова канала находится не болѣе одного ряда клѣтокъ, который составляетъ связь между обѣими частями мезодерма, отдѣляемыми другъ отъ друга съ появленіемъ Вольфовыхъ каналовъ: пластинками первичныхъ сегментовъ (фиг. 46 Sgr) и боковыми пластинками (фиг. 46 Sp). Пластинки первичныхъ сегментовъ гораздо толще боковыхъ пластинокъ, что ясно уже изъ того, что онѣ находятся въ средней утолщенной части зародышеваго щита. Форму ихъ описать трудно; она видна изъ прилагаемаго рисунка. Что же касается гистологическаго строенія, то до замыканія мозговой трубки вообще въ массѣ мезодерма не происходитъ никакихъ важныхъ гистологическихъ измѣненій. Пластинки первичныхъ позвонковъ, какъ и боковыя пластинки состоятъ изъ многоугольныхъ клѣтокъ, которыя въ боковыхъ пластинкахъ располагаются сначала въ три и потомъ въ два слоя, въ пластинкахъ первичныхъ сегментовъ въ много слоевъ.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 47) вся масса мезодерма значительно утолщается; вмѣстѣ съ этимъ измѣняется также форма зачатковъ Вольфовыхъ каналовъ. Эти

зачатки прижимаются къ верхнему зародышевому листу и имѣютъ въ настоящей стадіи въ разрѣзѣ, форму овальныхъ тѣлъ, состоящихъ изъ небольшого количества клѣтокъ. Разница которую они представляютъ сравнительно съ предыдущей стадіей развитія весьма значительна; она выражается, помимо формы, еще главнымъ образомъ тѣмъ, что въ описываемую теперь стадію (фиг. 47) зачатки Вольфовыхъ каналовъ отдѣляются и спизу отъ мезодерма, слѣдовательно являются въ видѣ совершенно отдѣленныхъ отъ остальныхъ частей *плотныхъ* тѣлъ.

*Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ.* описывая образованія Вольфовыхъ, или первичнопочечныхъ, каналовъ, принимаютъ, что послѣдніе образуются изъ кожноволоконистой пластинки мезодерма. Они говорятъ: „кожноволоконистая пластинка образуетъ въ области первичныхъ позвонковъ бороздку, которая замыкается и превращается въ первичнопочечный каналъ такимъ же способомъ, какой былъ наблюдаемъ Розенкранцомъ (Розенбергомъ?) у рыбъ и Гетте у амфибій“ (loc. cit. стр. 178). Я не могу согласиться съ этимъ мнѣніемъ моихъ уважаемыхъ предшественниковъ во 1-хъ на основаніи собственныхъ наблюденій, которыя не подтверждаютъ такой способъ развитія Вольфовыхъ каналовъ, а во вторыхъ главнымъ образомъ потому, что зачатки Вольфовыхъ каналовъ становятся видимыми снаружи тогда, когда не существуетъ еще и слѣда полости тѣла. Они появляются до замыканія нервной бороздки (фиг. 42); наблюдая же зародышей въ различныя стадіи развитія послѣ замыканія бороздки можно весьма легко подмѣтить уже снаружи моментъ когда въ зачаткахъ Вольфовыхъ каналовъ образуется полость.

Изложенные въ этой главѣ факты касаются фундаментальныхъ эмбриологическихъ явленій, а именно первоначальнаго процесса дифференцированія зародышевыхъ листовъ и образованія первыхъ органовъ зародышеваго тѣла. Поэтому я считаю необходимымъ, для болѣе полной оцѣнки этихъ важныхъ явленій, сравнить ихъ съ аналогическими явленіями, происходящими при развитіи другихъ позвоночныхъ животныхъ, тѣмъ болѣе, что вопросъ о зачаткахъ первыхъ органовъ и объ отношеніи ихъ къ Русконіевому отверстию или первичному рту (бластопору), какъ его называютъ нѣкоторые эмбриологи, въ послѣднее время весьма часто подвергался обсужденію со стороны многихъ ученыхъ.

Одно изъ болѣе важныхъ эмбриональныхъ явленій, совершающихся въ ранній періодъ развитія позвоночныхъ животныхъ есть *образованіе перваго зачатка зародышеваго тѣла*, которое выражается въ извѣстныхъ измѣненіяхъ зародышевыхъ листовъ и проявляется снаружи въ формѣ зародышеваго щита. На основаніи всѣхъ послѣднихъ изслѣдованій, касающихся этого періода развитія у различныхъ позвоночныхъ животныхъ оказывается, что первый зачатокъ тѣла зародыша у всѣхъ позвоночныхъ имѣетъ опредѣленное положеніе относительно края обрастающей эмбриональной части яйца т. е. зародышеваго кружка (у птицъ), верхней мелкоклѣтчатой части амфибій и проч. Этотъ край является утолщеннымъ и извѣстенъ подъ именемъ краеваго валика. У амфибій, стерлядей и другихъ животныхъ съ полной сегментаціей и такъ наз. голобластическими яйцами онъ составляетъ край Русконіева отверстия, ведущаго въ первичную пищеварительную полость. Изъ послѣднихъ изслѣдованій *Ковалевскаго* и *Бальфора*, относительно поперечноротыхъ), *Раубера* (относит. птицъ) *Гиса* (относит. костист. рыбъ) оказывается, что и у этихъ

животныхъ, имѣющихъ меробластическія яйца и поэтому въ-  
сколько отличающихся въ своемъ развитіи отъ амфибій и  
рыбъ, краевой галикъ загибается внутрь и этотъ загибъ  
(эмбриональный край) соответствуетъ Русковіеву отверстию;  
слѣдовательно положеніе зародышеваго кружка относительно  
питательнаго желтка у этихъ животныхъ вполне соответ-  
ствуетъ тому, которое занимаетъ мелкоклѣбчатая верхняя  
часть стерлядей и амфибій относительно крупнозернистой  
нижней части или энтодерма. У птицъ, костистыхъ и по-  
перечнополосатыхъ рыбъ зачатокъ зародышеваго тѣла являет-  
ся на краю зародышеваго кружка и относится къ Русковіеву  
отверстію или *perforation* ихъ, какъ *Laubers* наз-  
ываетъ это отверстіе, также какъ и у амфибій и стерлядей.  
Хотя относительно существованія первичнаго рта у млеко-  
питающихъ животныхъ и не имѣется положительныхъ фак-  
товъ но, судя по аналогичному строенію ихъ зачатка съ за-  
чаткомъ птицъ и другихъ позвоночныхъ животныхъ, мож-  
но съ большою достовѣрностію предположить, что и здѣсь су-  
ществуетъ образованіе аналогичное краевому загибу зар-  
одышеваго кружка птицъ а слѣдов. аналогичное первичному  
рту высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Всѣ наблюденія по-  
слѣдняго времени приводятъ къ тому, что первый зачатокъ  
зародышеваго тѣла позвоночныхъ образуется на краю за-  
родышеваго кружка, непосредственно надъ Русковіевымъ  
отверстіемъ.

Первыми видимыми снаружи измѣненіями въ этомъ зачаткѣ  
состоятъ въ утолщеніи его осевой части извѣстномъ подъ  
именемъ первичной полоски и въ образованіи по среднѣ  
этой полоски борозды. У птицъ и млекопитающихъ эта по-  
лоска гораздо яснѣе снаружи, чѣмъ у остальныхъ позвоноч-  
ныхъ животныхъ: однимъ можно себѣ объяснить, почему въ  
это образованіе было обращено больше вниманія именно у



этихъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ и весьма мало у низшихъ. Бороздка, появляющаяся по срединѣ первичной полоски, носитъ названіе первичной бороздки у зародышей птицъ и млекопитающихъ; здѣсь она является какъ временное, скоро исчезающее образованіе, уступающее мѣсто нервной бороздкѣ. У низшихъ позвоночныхъ,—какъ это мы видѣли напр. у стерлядей,—эта бороздка сразу является какъ нервная бороздка. Прежде чѣмъ мы перейдемъ къ разсмотрѣнію отношеній этой бороздки къ заднему концу зародышеваго кружка или къ первичному рту, необходимо разсмотрѣть отношеніе первичной бороздки къ нервной у птицъ, а слѣдовательно и отношеніе ея къ нервной бороздкѣ другихъ позвоночныхъ животныхъ.

Первичная бороздка у птицъ, образуется какъ извѣстно, на особомъ осевомъ утолщеніи зародышеваго кружка, которое называется первичною полоскою. Она появляется сначала на передней части и затѣмъ, въ видѣ очень тонкаго желобка растетъ назадъ. Черезъ нѣсколько времени послѣ ея появленія, впереди ея образуется другая бороздка, которая ограничена болѣе высокими валиками и представляетъ нервную бороздку. Роль и значеніе первичной бороздки у птицъ чрезвычайно загадочна. Эта бороздка появляется рано, рано же и исчезаетъ и не принимаетъ никакого дѣятельнаго участія въ образованіи зародыша; поэтому *Бальфордъ* и *Фостеръ* считаютъ ее за остатокъ какого нибудь унаслѣдованнаго органа. Прежніе эмбриологи полагали, что первичная бороздка непосредственно переходитъ въ нервную трубку. Въ настоящее время большинство эмбриологовъ принимаютъ, что обѣ эти бороздки суть различныя образованія. *Бальфордъ* и *Фостеръ* <sup>(1)</sup> въ своемъ

---

(1) Grundzüge der Entwickel. der Thiere стр. 47.



вичная полоса являлась бы результатом осевого утолщения экзодерма, ведущаго къ образованію мезодерма. Этого соединенія однако нѣтъ. Остальные аргументы, приводимые эмбриологами въ пользу генетической независимости первичной и спинной бороздки другъ отъ друга гораздо менѣе убѣдительны, чѣмъ слияніе мезодерма съ экзодермомъ. Что подъ первичною бороздкою необразуется chord'ы изъ мезодерма, а подъ нервною образуется—это можетъ быть гораздо естественнѣе объяснено тѣмъ, что дифференцированіе хорды изъ мезодерма происходитъ только тогда, когда первичная бороздка углубилась и перешла въ нервную бороздку. Утонченіе дна нервной бороздки сравнительно съ боками ея не можетъ быть рассматриваемо какъ признакъ противоположный нервной бороздкѣ на томъ основаніи, что это вполне зависитъ отъ глубины бороздки независимо отъ ея значенія какъ въ этомъ легко можно убѣдиться изъ сравненія поперечныхъ разрѣзовъ, нарисованныхъ у Гётте. (Götte Archiv. f. microsc. Anatomie Bd. X. Taf. XI Plv 18). У стерлядей, еще до образованія бороздки различіе между толщиной средней части и боковыхъ частей нервного зачатка до такой степени незначительно, что можно безъ большой ошибки сказать, что нервный зачатокъ наиболѣе сильно утолщенъ по срединѣ и суживается къ краямъ, слѣдовательно вполне похожъ на утолщеніе экзодерма, лежащее у птицъ подъ первичною бороздкою. Когда бороздка становится шире, то все яснѣе и яснѣе выступаетъ различіе между средней частью и боковыми. Однако бороздку, которая выступаетъ на зародышевомъ щитѣ у стерлядей нельзя иначе рассматривать какъ нервную борозду, такъ какъ, при появленіи ея, подъ нервномъ зачаткомъ лежитъ уже особившаяся хорда.

Изъ всего сказаннаго слѣдуетъ, что мы едва ли вправѣ рассматривать первичную бороздку какъ нѣчто особенное отъ

первой бороздки и придавать ей значеніе остатка какого нибудь унаслѣдовавшаго органа, тѣмъ болѣе что у низшихъ формъ позвоночныхъ животныхъ, которыя несомнѣнно появились ранѣе птицъ, мы не встрѣчаемъ ничего подобнаго первичной бороздки. Мы должны скорѣе разсматривать ее какъ первое начало первой бороздки, которая образуется черезъ расширеніе такъ наз. первичной бороздки. Происходитъ ли это расширеніе вправо, такъ что первичная бороздка будетъ находится влѣво, какъ это полагають Гетте <sup>(1)</sup> и подтверждаетъ отчасти Келликеръ <sup>(2)</sup>, или же это расширеніе направлено какъ разъ по срединѣ,—это составляетъ второстепенное обстоятельство; тѣмъ болѣе, что судя по рисункамъ, даннымъ Келликеромъ, боковое положеніе первичной бороздки относительно ея расширенія, или первичной бороздки, не можетъ считаться абсолютно постояннымъ (см. фиг. 52—55 Kölliker Entwickl. стр. 124 и 125).

*Отношеніе нервнои бороздки* (или первичной у птицъ) *къ первичному рту* (Русковіевому отверстію) является въ высшей степени важнымъ въ виду того, что какъ извѣстно у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ спинномозговой каналъ, происходящій изъ первой бороздки, въ извѣстный періодъ развитія сообщается, именно черезъ Русковіево отверстіе, съ пищеварительною полостью. Хотя объ этомъ соединеніи первой и пищеварительной трубокъ еще будетъ рѣчь впереди, но я считаю необходимымъ сказать здѣсь нѣсколько словъ по поводу этого отношенія первичнаго рта къ первой бороздкѣ и краснаго валика къ медулярнымъ пластинкамъ. У стерлядей первая бороздка весьма рано приходитъ въ соединеніе съ первичнымъ ртомъ и, какъ сказа-

<sup>(1)</sup> Arch. f. micr. Anat. Bd. X.

<sup>(2)</sup> Entwickl. des Menschen etc. стр. 129.

но выше, медуллярныя пластинки снаружи являются какъ бы продолженіемъ краеваго валика. Тоже самое отношеніе нервной бороздки къ первичному рту является и у *Elastobranchia*, какъ это видно изъ изслѣдованій Ковалевскаго, Бальфура и др. <sup>(1)</sup> *Рауберъ* <sup>(2)</sup> съ полнымъ правомъ придаетъ особенное значеніе окolorотовому положенію эмбриональнаго зачатка. Это положеніе свойственно всѣмъ позвоночнымъ животнымъ и имѣетъ, уже въ силу своей общности, важное морфологическое значеніе. *Рауберъ* называетъ такой способъ образованія зародыша: у края первичнаго рта, очень удачно, *стоматогеннымъ*.

Такое же стоматогенное происхожденіе имѣетъ зачатокъ членистыхъ червей и асцидій, какъ это видно изъ извѣстныхъ изслѣдованій Ковалевскаго <sup>(3)</sup>; по всей вѣроятности оно обще для многихъ, если не для всѣхъ артроподъ. Сомнѣніе въ первыхъ стадіяхъ развитія членистыхъ червей и позвоночныхъ животныхъ представляетъ новый и въ высшей степени важный аргументъ въ пользу высказаннаго многими эмбриологами генетическаго сродства этихъ животныхъ группъ. Важнымъ онъ является потому что касается первыхъ стадій развитія т. е. именно тѣхъ моментовъ, которые наиболѣе важны для заключеній о генетическомъ сродствѣ различныхъ животныхъ группъ между собою. „У дождеваго червяка, также какъ и у амфибій медуллярныя пластинки окружаютъ первичный ротъ (бластопоръ или Русконіево отверстіе) спереди

---

<sup>(1)</sup> Ср. *Balfour* On the developement of *Elastobr.* въ *Journ. of Anat. and Physiol.* Vol. X April Taf. XXIV Fig B. do E.

<sup>(2)</sup> *Primitivrinne und Urmund* (*Morph. Jahrbuch* Bd. II.

<sup>(3)</sup> См. *Kowalewsky* Weitere Studien ueber die Entwick. des *Amphioxus lanceolatus* etc. (въ *Arch. für micr Anatomie* Bd 13 стр. 194—203, гдѣ стадія развитія червей и позвоночныхъ сопоставлены для сравненія.

и сзади и въ этомъ отношеніи положеніе медуллярныхъ пластинокъ относительно blastopora у дождеваго червя и амфибій совершенно одинаково\* (Kowalewsky Arch für microscop. Anatomie Bd. XIII стр. 198). Что касается первыхъ стадій развитія нервной системы у червей и позвоночныхъ, то онѣ представляютъ также много общаго у этихъ двухъ типовъ животныхъ. Ковалевскій указалъ уже на аналогію между медуллярными пластинками червей и амфибій (стр. 198 loc. cit); какъ у тѣхъ, такъ и у другихъ. Нервная система образуется сначала въ видѣ одинарнаго осевого утолщенія верхняго зародышеваго листа, и только впоследствии это утолщеніе раздѣляется на двѣ симметричныя половинны. служашія каждая зачаткомъ одной половинны спиннаго (у позвоночныхъ), или брюшнаго (у червей) мозга. Образованіе такого одинарнаго зачатка у червей лучше всего видно изъ изслѣдованій Ковалевскаго надъ Euhæres: у дождеваго червя вѣроятно эта стадія развитія не была наблюдаема Ковалевскимъ. У Euhæres утолщеніе верхняго листа, служащее зачаткомъ брюшной цѣпочки, появляется какъ разъ по оси зачатка (Ковалевскій Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Würmer und Artropoden въ Memoires de l'Acad. de St. Petersb T. XIV Фиг. 33 Таб. V). Совершенно такимъ же образомъ, т. е. въ видѣ одинарнаго осевого утолщенія, происходитъ зачатокъ нервной системы у стерлядей (какъ это видно изъ сообщенныхъ выше фактовъ) и у амфибій (Götze Entw. der Unke стр. 157). Одинарное утолщеніе въ томъ и другомъ случаѣ раздѣляется на двѣ части, или два утолщенія, и это раздѣленіе совершается или вслѣдствіе давленія подлежащихъ частей мезодермы (главнымъ образомъ хорды позвоночныхъ животныхъ) или вслѣдствіе того, что боковыя части одинарнаго нервно-

го зачатка утолщаются по направлению къ поверхности (у *Euaehes*, *Lumbricus* и проч.).

Образованіе *chorda dorsalis* у позвоночныхъ животныхъ составляетъ предметъ далеко еще не выясненный. Вопросъ относительно происхожденія хорды особенно часто былъ изслѣдованъ въ послѣднее время. Результаты этихъ изслѣдованій показываютъ, что развитіе этого органа представляетъ весьма значительныя и важныя измѣненія у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Большинство эмбриологовъ до настоящаго времени принимаютъ мезодермальное происхожденіе хорды: *Гётте* (*Vombinator* и друг. позвоночныя), *Бальфуръ* (птицы) *Келликеръ* (птицы и млекопитающія), *Вальдейеръ* (птицы), т. е. такое же какъ было описано выше у стерляди. *Бальфуръ* первый показалъ, что хорда у попечноротныхъ рыбъ развивается изъ нижняго зародышеваго листа (<sup>1</sup>) Вскорѣ за тѣмъ подобное же происхожденіе хорды было показано *Гензеномъ* (<sup>2</sup>) у млекопитающихъ. Позднѣйшія наблюденія какъ надъ поперечноротыми рыбами (*А. Шульцъ*) такъ и надъ млекопитающими (*Келликеръ*) не подтвердили этихъ изслѣдованій. *А. Шульцъ* пришелъ къ тому заключенію, что хорда образуется черезъ срастаніе верхняго и нижняго листовъ, *Келликеръ* показалъ, что хорда у млекопитающихъ образуется изъ мезодерма; онъ убѣдился въ этомъ однако послѣ долгихъ изслѣдованій и въ началѣ самъ склоненъ былъ принять энтодермальное происхожде-

---

(<sup>1</sup>) *Balfour* A preliminary Account of the develop. of the Elasmobranch Fishes. Quart. Journ. of mic. Sc. 1874 October стр. 339—440.

(<sup>2</sup>) *Hensen* Beobachtungen über die Entw. des Kaninchens etc; Zeitschr. für Anatomie u Entw. Bd. I стр. 366.

(<sup>3</sup>) *A. Schulz* Beiträge zur Entwick. der Knorpelfische M. Schulze Archiv Bd Xd стр. 474.

(<sup>4</sup>) *Kölliker* Entwicklungsgeschichte etc стр. 267—278.

ніе хорды. Кромѣ этихъ двухъ взглядовъ относительное происхожденіе хорды т. е. мезодермального съ одной стороны и энтодермального съ другой, существуютъ еще мнѣнія о происхожденіи хорды изъ экзодерма. Такое образованіе хорды было описано *Михалковичемъ* <sup>(1)</sup> (у птицъ) и *Радванеромъ* <sup>(2)</sup> (у костистыхъ рыбъ).

Изъ всѣхъ приведенныхъ здѣсь взглядовъ относительно происхожденія хорды видно, что вопросъ этотъ во всякомъ случаѣ требуетъ болѣе подробнаго и болѣе обширнаго изслѣдованія. Трудно допустить, чтобы образованіе этого органа было подвержено такимъ важнымъ измѣненіямъ у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Разница въ мнѣніяхъ едва-ли можетъ выражать дѣйствительною существующую разницу въ образованіи хорды. Очень можетъ быть, какъ это и видно изъ изслѣдованій *Келликера*, что правильное рѣшеніе вопроса зависитъ въ этомъ случаѣ отъ болѣе обстоятельности изслѣдованія. Въ послѣднее время *Кальберла* <sup>(3)</sup> старается помирить оба взгляда на происхожденіе хорды. Онъ полагаетъ что хорда образуется еще въ то время когда не произошло отдѣленіе мезодерма отъ энтодерма. Общій зачатокъ мезодерма и энтодерма онъ называетъ первичнымъ энтодермомъ и полагаетъ, что обособленіе мезодерма совершается по обѣимъ сторонамъ осевой части зародыша. Осевая часть первичнаго энтодерма и составляетъ зачатокъ хорды; она также какъ и боковыя части впоследствии отдѣляется отъ первичнаго энтодерма и составля-

---

<sup>(1)</sup> *Mihalkovics* Wirbelsaite und Hirnanhang Arch. f. micr. Anatol. Bd XI.

<sup>(2)</sup> *Radwaner* Wiener Sitzungsberichte 1876 April стр. 1.

<sup>(3)</sup> *Calberla* Zur Entwick. des Medullarrohres und der Chorda dorsalis Morph. Jahrbuch Bd II стр. 257—265.



ть хорду. По мнѣнію *Кальберла* хорда не образуется слѣдовательно ни изъ мезодерма, ни изъ энтодерма, а изъ слоя заключающаго въ себѣ еще не обособившіеся элементы этихъ двухъ листовъ (loc cit стр. 259). Принципъ проводимый *Кальберла* вѣренъ въ томъ отношеніи, что мы можемъ смотрѣть на энтодермальное происхожденіе хорды какъ на продолженіе процесса обособленія мезодерма отъ первичнаго энтодерма (т. е. энтодерма + мезодермъ). У поперечноротыхъ рыбъ, по изслѣдованіямъ *Бальфура* <sup>(1)</sup>, мезодермъ отдѣляется въ видѣ двухъ массъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ осевой линіи. Въ осевой же линіи энтодермъ непосредственно прилегаетъ къ экзодерму. Впослѣдствіе начинается размноженіе кѣлокъ энтодерма въ осевой части и обособленіе осевой части въ видѣ хорды. Такъ какъ обособленіе боковыхъ массъ и осевой части мезодерма (хорды) отъ энтодерма у поперечноротыхъ рыбъ сходно, то принимая вообще энтодермальное происхожденіе мезодерма, мы можемъ разсматривать такое образованіе хорды у поперечноротыхъ рыбъ, по отношенію его къ образованію у птицъ, какъ запоздалое отдѣленіе мезодерма въ осевой части. Что же касается до образованія хорды у лягушекъ, то какъ описаніе *Кальберла*, такъ и рисунки его не согласны съ многочисленными наблюденіями, существующими относительно этого органа. По *Гётте* <sup>(2)</sup>, еще за долго до образованія хорды, мезодермъ является въ видѣ совершенно отдѣльнаго отъ энтодерма слоя (ср. Goette loc. cit абл. III и IV). Энтодермъ (вторичный энтодермъ *Кальбер-*

(<sup>1</sup>) *Balfour* The Development of Elasmobranch Fishes. Journal of nat. and Physiol. Vol. X стр. 533 и стр. 673

(<sup>2</sup>) *Götte* Entwicklungsgeschichte der Unke.

ла) состоятъ изъ одного только слоя клѣтокъ, тогда какъ у *Кальберла* онѣ парисованы двѣ и даже многослойны. Такимъ образомъ въ этой части въ дѣйствительности не бываетъ (И самъ имѣлъ случай наблюдать года два тому назадъ) образованіе хорды у лягушки. Сначала я былъ убѣжденъ въ энтодермальномъ происхожденіи хорды у пихты; при болѣе тщательномъ изслѣдованіи я убѣдился, что въ большинства случаевъ весьма трудно дать отвѣтъ происходить ли хорда изъ энтодермы или изъ мезодермы).

Относительно образованія *Вольфовыхъ каналовъ* существуетъ въ эмбриологической литературѣ, такое же разногласіе какъ и относительно *chorda dorsalis*. Большинство эмбриологовъ согласны однако въ томъ, что *Вольфовы* каналы развиваются изъ средняго зародышеваго листа, исключая только *Гензена* <sup>(1)</sup> принимающаго эктодермальное ихъ происхожденіе. Разница въ взглядахъ ученыхъ касается главнымъ образомъ формы образованія *Вольфовыхъ каналовъ*. Въ этомъ отношеніи мнѣнія раздѣляются на двѣ категоріи: одни принимаютъ что эти органы образуются въ видѣ плотныхъ шнуровъ и впоследствии только получаютъ полость, другіе же полагаютъ, что они с самого начала появляются въ видѣ полыхъ складокъ кожоволокнистаго листка, которыя срастаются своими краями и превращаются въ трубки. Къ первой категоріи принадлежатъ большинство наблюдателей: (*Ремакъ* <sup>(2)</sup>), *Гисъ* <sup>(3)</sup>, *Ван-*

<sup>(1)</sup> *Hensen* Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung von Kaninchen und Meeresschweinchens. Zeitschr. für Anatomie und Physiologie Bd. 1 стр. 370.

<sup>(2)</sup> *Remak* Untersuchungen über Entw. der Wirbelthiere.

<sup>(3)</sup> *His* Uters. über die erste Anlage des Wirbelthierleibes

Вейеръ<sup>(1)</sup>, Шенкъ<sup>(2)</sup>, Фостеръ и Бальфордъ<sup>(3)</sup>, Келликеръ<sup>(4)</sup> и Гассеръ<sup>(5)</sup>; во второй—Ромити<sup>(6)</sup>, Розенбергъ<sup>(7)</sup>. Гетте<sup>(8)</sup>, и Р. Ковалевскій<sup>(9)</sup>. А. Ковалевскій Вагнеръ и Овсянниковъ принимаютъ также этотъ второй способъ развитія для стерлядей.

Указанное разногласіе для нашего случая не имѣть особаго значенія, такъ какъ у стерлядей Вольфовы каналы образуются раньше раздѣленія средняго листа на первичные сегменты и боковыя пластинки, а слѣдовательно здѣсь не можетъ быть и рѣчи относительно происхожденія ихъ изъ кожно-волоконистой пластинки черезъ образованіе складки. Вольфовы каналы образуются у стерлядей сравнительно гораздо раньше, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ напр. у птицъ и млекопитающихъ. По наблюденіямъ Гассера<sup>(10)</sup> первые зачатки этихъ органовъ у куръ и гусей являются въ то время когда уже зародышъ имѣетъ 8 первичныхъ сегментовъ; у млекопитающихъ, судя по наблюденіямъ Келликера и Гензена они образуются еще позже. У стерлядей же Вольфовы каналы, въ видѣ плотныхъ зачатковъ, образуются въ

(<sup>1</sup>) *Waldeyer* Eierstock und Ei.

(<sup>2</sup>) *Schenk* Lehrbuch der vergleichenden Embryologie.

(<sup>3</sup>) *Foster u Balfour* Grundzüge der Entwickel. der Thiere.

(<sup>4</sup>) *Kölliker* Entwicklungsgeschichte des Menschen etc.

(<sup>5</sup>) *Gasser* Beobacht. über die Entsteh. des Wolff'schen Ganges etc.

Arch. f. microsc. Anatomie Bd XIV H. 4.

(<sup>6</sup>) *Romiti* Über den Bau u. Entw. des Eierstocks Arch. f mic. An. Bd X.

(<sup>7</sup>) *Rosenberg* Entwick. der Teleostiierniere Inaug. Diss.

(<sup>8</sup>) *Goette* Entw. der Unke.

(<sup>9</sup>) Р. Ковалевскій Образов. началъ мочеполовыхъ etc. Работы произв. въ Лабор. Мед. Фак. Варшав. вып. 2-й.

(<sup>10</sup>) loc. cit стр. 447.

то время когда не только первичныхъ позвонковъ совершенно не существуетъ, но даже когда нервная борозда еще не закрылась въ первную трубку. Появленіе зачатковъ Вольфовыхъ каналовъ обозначаетъ собою именно началъ раздѣленія мезодерма на первичные сегменты и боковыя пластинки, такъ какъ самое мѣсто образованія этихъ органовъ составляетъ границу между обоими этими продуктами мезодерма.

---

## II. РАЗВИТІЕ ЗАРОДЫША ПОСЛѢ ЗАМЫКАНІЯ СПИННОМОЗГОВОЙ ТРУБКИ.

Послѣ замыканія спинномозговой бороздки, въ зародышевой части яйца можно уже различить головной и туловищный отдѣлы. Границею между обоими отдѣлами служатъ передніе концы Вольфовыхъ каналовъ, которые нѣсколько загнуты внутрь и прилегаютъ къ первой парѣ первичныхъ сегментовъ.

Благодаря прозрачности зародышевой части, можно на свѣжихъ яйцахъ уже снаружи прослѣдить различныя форменныя измѣненія органовъ зародыша, что и было уже отчасти сдѣлано моими предшественниками. Хотя такія наблюденія не могутъ служить для окончательнаго изслѣдованія развитія различныхъ органовъ, но онѣ имѣютъ значеніе для контроля поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ и для ознакомленія съ общими существенными измѣненіями наружныхъ и отчасти внутреннихъ частей зародыша.

Что касается туловищной части зародыша, то замѣтныя снаружи измѣненія ея довольно просты. Онѣ состоятъ въ постепенномъ увеличеніи первичныхъ сегментовъ спереди назадъ. Мы оставили зародыша въ той стадіи развитія, когда пластинки первичныхъ сегментовъ были раздѣлены только

въ передней части на пять сегментовъ; задняя часть туловища существовала тогда въ формѣ нераздѣленныхъ на первичныя сегменты пластинокъ лежащихъ по бокамъ нервной трубки, расширяющихся къзади и огибающихъ желточную пробку и Русконіево отверстіе (фиг. 52 Uwp). Съ боковъ первичныя пластинки ограничиваются Вольфовыми каналами (Wg) которые слѣдуютъ направленію первичныхъ пластинокъ. Онѣ, также какъ и первая, огибаютъ желточную трубку и соединяются къзади Русконіеваго отверстія другъ съ другомъ. Въ этой стадіи развитія Русконіево отверстіе иногда еще довольно велико и желточная пробка находится еще снаружи. Въ непосредственно слѣдующей стадіи развитія (фиг. 53) Русконіево отверстіе суживается и желточная пробка втягивается внутрь яйца. Въ этой стадіи находится уже семь паръ первичныхъ сегментовъ, которые расположены перпендикулярно къ продольной оси зародыша. Впослѣдствіе такое расположеніе нѣсколько измѣняется (фиг. 54). Передніе сегменты сохраняютъ свое перпендикулярное положеніе, задніе же по мѣрѣ приближенія къ Русконіеву отверстию уклоняются отъ него и принимаютъ наклонное положеніе относительно продольной оси. Это положеніе сохраняется нѣкоторое время (фиг. 55) до образования хвоста и замыканія Русконіева отверстия; впослѣдствіе же задніе сегменты, образующіе хвостъ, принимаютъ опять свое прежнее положеніе относительно продольной оси зародыша.

Вмѣстѣ съ увеличеніемъ числа сегментовъ происходитъ утолщеніе туловищной части. Уже въ стадіи изображенной на фиг. 56 и 57 А спина нѣсколько приподымается надъ поверхностью яйца. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія этотъ ростъ спинной части идетъ прогрессивно (фиг. 57, 58 и 59); а такъ какъ все тѣло зародыша непосредственно прилегаетъ къ желточной оболочкѣ и

между зародышемъ и желточной оболочкой нѣтъ свободнаго пространства, то спящая часть тѣла зародыша, при дальнѣйшемъ ея ростѣ, погибаетъ нѣсколько въ правую сторону. Этимъ можно объяснить асимметрію разрѣзовъ изъ послѣднихъ стадій эмбриональнаго развитія, какъ наприм. разрѣза изображеннаго на фиг. 63.

Вскорѣ послѣ замыканія первой бороздки и втягиванія желточной пробки внутрь, Русконіево отверстіе замыкается. Въ стадіи, изображенной на фиг. 56 А, оно уже совершенно незамѣтно снаружи. На мѣстѣ прежняго Русконіева отверстія находится скопленіе пигмента, который, какъ увидимъ далѣе помѣщается въ задней части пищеварительнаго капала, именно въ томъ мѣстѣ, гдѣ пищеварительный каналъ переходитъ въ спинномозговую трубку. Въ этой же стадіи развитія (фиг. 56) становится замѣтнымъ зачатокъ хвоста. Задняя часть зародыша закругляется и въ видѣ невысокаго и довольно широкаго бугорка возвышается надъ остальною поверхностью яйца. Вслѣдствіи этого бугорокъ растетъ на брюшную сторону, принимаетъ цилиндрическую форму и превращается въ хвостъ. Къ концу эмбриональнаго развитія конецъ хвоста достигаетъ передней части тѣла зародыша и ложится сбоку головы. Ко времени вылупленія хвостъ зародыша находится въ постоянномъ движеніи. Вероятно эти движенія и обуславливаютъ разрывъ желточной оболочки и хоріона и выходъ зародыша изъ яйца. Зародышъ всегда выходитъ хвостовою частью и потомъ только, помощью постоянныхъ движеній, освобождаетъ свою переднюю часть изъ яйцевыхъ оболочекъ.

Наружныя измѣненія головной части зародыша гораздо сложнѣе тѣхъ, которыя мы разсмотрѣли въ туловищной. Голова зародыша, въ первыхъ стадіяхъ развитія (фиг. 52) послѣ замыканія первой бороздки, замѣтна вслѣдствіе при-

существованія въ ней расширеній нервной трубки—головныхъ пузырей. Въ этой стадіи развитія можно различить два головныхъ пузыря, изъ которыхъ задній широкъ и имѣетъ грушевидную форму, передній же является въ видѣ довольно узкой слѣпой трубки. Задній мозговой пузырь сохраняетъ долго свою первоначальную форму,—онъ переходитъ впоследствии въ задній мозгъ (продолговатый мозгъ и мозжечекъ). Передній пузырь впоследствии раздѣляется на двѣ части изъ которыхъ образуются различные отдѣлы передняго и средняго мозга. Въ описываемой стадіи развитія съ боковъ и снизу мозга располагается довольно тонкій слой мезодерма, вслѣдствіе чего очертанія головной части съ боковъ еще неясны. Въ болѣе поздней стадіи развитія когда мезодерма утолщается (фиг. 55 А) голова является уже въ формѣ круглой пластинки, по срединѣ которой располагается головной мозгъ. Она возвышается нѣсколько надъ уровнемъ остальной поверхности яйца и ограничивается спереди закругленной бороздкой, составляющей первый зачатокъ ротового углубленія. На задней части головной пластинки, съ боковъ задняго мозгового пузыря становятся замѣтными два углубленія, которыя,—какъ легко можно догадаться по мѣсту ихъ образованія,—составляютъ зачатки органовъ слуха (*слуховыхъ сумочекъ*) (фиг. 55 А Ob). Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 56) эти углубленія (Ob, принимаютъ форму ясно очерченныхъ овальныхъ пузырьковъ. Въ этой стадіи головная пластинка растетъ и представляетъ уже зачатки нѣкоторыхъ органовъ. На ней можно различить двѣ части: центральную, окружающую головной мозгъ (фиг. 56 Krpl) и периферическую, лежащую вокругъ первой (фиг. 56 Schlpl). На периферической части, въ которой лежатъ слуховые пузырьки замѣтны въ этой стадіи развитія двѣ маленькія темныя полоски, идущіе параллельно ея наружному краю. Эти поло-

ски составляютъ зачатки *жаберныхъ щелей*; онѣ раздѣляютъ задній отдѣлъ периферической части головной пластинки на три концентрически расположенныя пластинки (фиг. 5а КВ, КВ' и КВ''), которыя составляютъ зачатки *жаберныхъ дулъ*. Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, описывая приблизительно ту же стадію развитія, говорятъ, что головная часть состоитъ изъ пяти концентрическихъ круговъ, изъ которыхъ внутренній образуется расширяющимся переднимъ концомъ нервной трубки. (loc. cit. стр. 180). Рисунокъ которой приложенъ для поясненія цитируемаго мѣста, показываетъ, что первая и вторая жаберныя щели продолжаютъ къ периферіи въ полоски, которыя проходятъ параллельно краю головной пластинки; такая же кольцеобразная полоска проходитъ впереди задняго мозгового пузыря. Къ сожалѣнію я не могу подтвердить приведеннаго сейчасъ наблюденія этихъ ученыхъ, также какъ и не могъ найти упоминаемыхъ въ изслѣдованіяхъ Ковалевскаго Овсянникова и Вагнера двухъ углубленій находящихся въ задней части втораго круга головной пластинки (loc. cit. стр. 181). Что касается продолженія зачатковъ жаберныхъ щелей въ концентрической полоски, то на всѣхъ объектахъ, которые мнѣ пришлось изслѣдовать, зачатки жаберныхъ щелей въ передней своей части постепенно суживались и наконецъ становились совершенно незамѣтными. Такую же форму ихъ наблюдали и Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, какъ это видно изъ приложеннаго къ ихъ статьѣ рисунка (стр. 180). Я вѣдѣ однако не замѣталъ полныхъ концентрическихъ линій, раздѣляющихъ и переднюю часть головной пластинки на круги. На тѣхъ зародышахъ, которые мнѣ приходилось наблюдать въ этой стадіи развитія, периферическая часть головной пластинки имѣть вездѣ совершенно гладкую поверхность. Что касается углубленій, которыя



описаны *Ковалевскимъ*, *Овсянниковымъ* и *Вагнеромъ* на второмъ концентрическомъ кругѣ головы, то хотя я ихъ не наблюдалъ при изслѣдованіи головы зародыша снаружи, но судя по положенію ихъ, я думаю, что это есть полости, появляющіяся приблизительно въ этой стадіи развитія въ мезодермѣ головы и просвѣчивающіе наружу. Полости эти, которыя будутъ описаны ниже и которыя соотвѣтствуютъ описаннымъ *Бальфуromъ* „головнымъ полостямъ“ поперечноротыхъ рыбъ, по формѣ своей похожи совершенно на упомянутыя ямки.

Чтобы покончить съ описываемой стадіей развитія, я долженъ упомянуть еще объ одной части головы, которая также появляется въ первый разъ въ этой стадіи. Это именно маленькая дугообразная пластинка, расположенная впереди центральной части головной пластинки. Она можетъ быть названа „лицевымъ отросткомъ“ (фиг. 56 Stf), такъ какъ эта часть головы впослѣдствіи претерпѣваетъ такія же измѣненія и получаетъ такую же форму какъ лицевой отростокъ амфибій.

Передній нѣсколько возвышенный край головы, какъ сказано выше, отдѣляется отъ брюшной части зародыша неглубокой бороздкой, составляющей зачатокъ ротового углубленія. Впереди этой бороздки уже въ описываемой стадіи развитія становится замѣтною довольно обширная эллиптическая полость, лежащая перпендикулярно къ продольной оси яйца. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 57 Pkh) въ этой полости появляется *сердце*, имѣющее форму цилиндрическаго ствола (фиг. 57 Hh). Полость, въ которой образуются сердце, составляетъ *перикардіальную полость*. Передней конецъ сердца продолжается въ бѣлую дугообразную полость, составляющую верхній край перикардіальной полости и вмѣстѣ съ тѣмъ окаймляющую передній конецъ головной пла-

стижки. Если эта полоска сливается съ периферическою частью головы: она состоит изъ утолщеннаго мезодерма и служить мѣстомъ образованія сосудовъ. Задній конецъ сердца раздѣляется въ формѣ вилки: оба вилкообразные отростка его превращаются въ вены, которыя составляютъ центральные концы жел. тѣлахъ вѣвъ. Въ этой стадіи развитія сердце неподвижно. На боковыхъ стѣнкахъ тѣла зародыша можно замѣтить начало образованія сосудовъ. Въ различныхъ мѣстахъ боковыхъ стѣнокъ являются группы клѣтокъ различной формы съ полостями внутри. Судя по формѣ этихъ полостей можно заключить, что онѣ произошли отъ разрушенія центральной части плотной группы клѣтокъ. Въ некоторыхъ мѣстахъ легко можно замѣтить еще плотные отростки, состоящіе изъ клѣтокъ и отходящіе отъ, сдѣлавшихся уже полыми, зачатковъ кровеносныхъ сосудовъ (фиг. 57 А).

Впродолженіи всѣхъ слѣдующихъ стадій развитія (фиг. 58, 59 и 60) головная часть зародыша все больше и больше приподымается надъ поверхностью зародышеваго тѣла. Она растетъ въ этомъ направленіи главнымъ образомъ въ средней своей части вследствие чего периферическая часть ея, состоящая изъ жаберныхъ дугъ, по мѣрѣ роста средней суживается. Голова теряетъ при этомъ круглую форму такъ какъ передніе края заднихъ жаберныхъ дугъ, по мѣрѣ выростающаго впередъ, захватываютъ переднія дуги. Въ слѣдующей за описанной стадіи развитія, (фиг. 58) первая жаберная дуга (Кв) даетъ отъ себя отростки вверхъ (фиг. 58 Мд), которые растутъ по направленію къ лицевому отростку и ограничиваютъ боковыя части ротового углубленія сверху. Эти отростки составляютъ зачатки верхнихъ челюстей и предвѣщаютъ *мандибулярные отростки*.

Въ этой же стадіи развитія происходитъ образованіе органовъ обонянія и глазъ. Органы обонянія являются въ формѣ углубленій верхняго зародышеваго листа по обѣимъ сторонамъ передняго мозгового пузыря (фиг. 58 Olg). Глаза, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ являются въ видѣ полыхъ и слѣпыхъ отростковъ передняго мозгового пузыря (фиг. 58 Aub). Съ появленіемъ этихъ первичныхъ глазныхъ пузырей, въ головномъ мозгу зародыша можно уже различить три головныхъ пузыря. Средній пузырь составляетъ промежуточную часть мозговой трубки, лежащую между переднимъ и заднимъ пузырьемъ. Въ описываемой стадіи развитія онъ мало расширенъ сравнительно съ переднимъ пузыремъ. Образованіе глазныхъ пузырей начинается, по всей вѣроятности, раньше описываемой стадіи. Въ стадіи, изображенной на фиг. 56 полость головного мозга представляетъ уже три расширенія. Среднее изъ этихъ расширеній, судя по мѣсту его образованія, представляетъ первое начало образованія глазныхъ пузырей. Я не упоминалъ объ немъ при описаніи этой стадіи развитія, такъ какъ на препаратахъ, съ которыхъ сдѣлана фиг. 56, я не могъ ясно различить стѣнокъ головного мозга, а слѣдовательно и значеніе этого средняго расширенія могло только объясниться изъ изученія слѣдующей стадіи развитія.

Начиная съ стадіи, нарисованной на фиг. 58, сердце начинаетъ сокращаться. Сначала сокращенія эти медленны, впоследствии онѣ становятся все чаще и чаще. Одновременно съ сокращеніемъ сердца становятся замѣтными вены съ ихъ развѣтвленіями. Желочныя вены о которыхъ было упомянуто при разсмотрѣніи предыдущей стадіи развитія, являются теперь въ видѣ довольно широкихъ стволовъ, раздѣляю-

щихся на концах на двѣ вѣтви. Сердце, послѣ сокращенія изгибается и получаетъ характерную для него форму буквы S. Непрозрачность передней части зародыша не позволяетъ прослѣдить въ этой стадіи ходъ артеріальныхъ стволовъ.

Окончивъ обзоръ наружныхъ измѣненій зародыша въ эмбриональный періодъ его развитія переходимъ къ развитію внутреннихъ органовъ. Такъ какъ многіе органы уже дифференцировались еще въ видѣ зачатковъ (какъ сердце, кровеносные сосуды, скелетъ) и появляются нѣсколько позже, то я считаю болѣе удобнымъ разсматривать развитіе всѣхъ внутреннихъ органовъ въ связи съ измѣненіями тѣхъ зародышевыхъ листовъ, изъ которыхъ они образуются, предпославъ предварительное описаніе общей формы каждаго зародышеваго листа.

## 1. Экзодермъ и его дериваты (нервная система и органы чувствъ).

Верхній зародышевый листъ состоитъ изъ двухъ слоевъ и покрываетъ со всѣхъ сторонъ тѣло зародыша. Верхній изъ этихъ слоевъ состоитъ изъ сплюснутыхъ, сильно пигментированныхъ клетокъ. По мѣрѣ развитія зародыша количество пигмента въ немъ уменьшается. Въ продолженіи всего эмбриональнаго развитія верхній слой очень мало измѣняется; клетки его сохраняютъ во всѣхъ стадіяхъ развитія и на всемъ тѣлѣ зародыша своей прежній характеръ и къ концу развитія постепенно сплюсчиваются. Гораздо большія измѣненія представляетъ нижній слой экзодерма. Онъ служитъ главнымъ источникомъ обра-

юванія органовъ чувствъ напр. органа слуха, или частей ихъ, какъ напр. хрусталика. Верхній слой не принимаетъ при этомъ никакого участія, онъ участвуетъ совмѣстно съ нижнимъ слоемъ только въ образованіи обонятельныхъ ямокъ.

Нижній слой экзодерма состоитъ изъ кѣлокъ болѣе высокихъ чѣмъ верхній, прозрачныхъ и имѣющихъ весьма явственныя ядра. На всей брюшной части зародыша онъ представляетъ довольно ровный слой кѣлокъ; на спинной же сторонѣ, въ различныя времена развитія, появляются утолщенія нижняго слоя экзодерма, значеніе которыхъ осталось для меня неяснымъ. Я только убѣдился, что эти утолщенія, являющіяся на опредѣленныхъ мѣстахъ и всегда вблизи центральной нервной системы, имѣютъ характеръ провизорныхъ образованій. Онѣ появляются въ довольно ранній періодъ времени и весьма скоро исчезаютъ.

Однѣ изъ такихъ утолщеній образуются съ боковъ спинномозговой трубки, тотчасъ же послѣ замыканія нервной бороздки. Ихъ можно прослѣдить на незначительномъ протяженіи спинной части зародыша, именно въ среднемъ отдѣлѣ спины, гдѣ онѣ являются въ видѣ валиковъ, углубленныхъ нѣсколько внутрь къ мезодерму и состоящихъ изъ одного слоя кѣлокъ (фиг. 47). Въ слѣдующей стадіи развитія я не могъ уже найти и слѣда этихъ утолщеній, также какъ не могъ прослѣдить превращенія ихъ въ какой либо органъ зародыша. По всей вѣроятности онѣ исчезаютъ, — какимъ образомъ происходитъ однако это исчезновеніе — для меня осталось неизвѣстнымъ. Такое же строеніе представляютъ и переднія утолщенія нижняго слоя экзодерма, которыя располагаются также въ видѣ парныхъ валиковъ въ головной части зародыша надъ первичными глазными пузырями. Здѣсь (фиг. 60 Eхv) эти утолщенія развиты гораздо сильнѣе, чѣмъ въ

спинной части. Опѣ пачинаются на переднемъ концѣ головы, гдѣ въ послѣдствіе образуются обонятельныя ямки, и въ видѣ двухъ валиковъ идутъ назадъ до задняго конца глазныхъ пузырей. Наиболѣе утолщенными являются валики въ передней части головы, къзади же они постепенно сѣуживаются.

На брюшной сторонѣ зародыша, подѣ переднимъ концомъ головы, экзодерма углубляется внутрь; это углубленіе составляетъ зачатокъ отверстія рта и ротовой полости (фиг. 81, 82, 83 Mbch). Въ этомъ мѣстѣ верхній слой экзодермы значительно утолщается; клѣтки его становятся цилиндрическими и длина ихъ увеличивается по мѣрѣ удаленія отъ мѣста загиба. Соответственно ротовому углубленію какъ увидимъ дальше происходитъ выпячиваніе передней части пищеварительной полости, которая въ видѣ слѣпаго мѣшка растетъ впередъ и представляетъ зачатокъ глоточной полости (фиг. 81, 82, 83 Schlh). Верхняя стѣнка ротового углубленія къзади весьма сильно утолщается и въ видѣ плотнаго отростка растетъ по направленію къ головному мозгу (фиг. 82 Ptg). Къ сожалѣнію, мнѣ не удалось прослѣдить подробно постепенныя измѣненія этого отростка. На сколько я могъ судить по положенію его относительно нервной системы, мнѣ кажется вѣроятнымъ, что онъ составляетъ зачатокъ *glandula pituitaria*.

#### РАЗВИТІЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.

Послѣ замыканія нервной борозды, центральная нервная система представляетъ трубку, расширенную на переднемъ концѣ, сѣуживающуюся къзади и назадѣмъ концѣ непосредственно переходящую въ первичную пищеварительную полость (фиг. 65). Переднее расширеніе составляетъ зачатокъ головного мозга, который, какъ мы видѣли довольно

рано распадается на двѣ части, составляющія два первичные мозговые пузыря. Это переднее расширеніе образуется очень рано, до замыканія нервной бороздки; слѣдовательно, у стерлядей, какъ и удругихъ позвоночныхъ, еще до образования спинномозговой трубки, зачатокъ нервной системы распадается на головной и спинной мозгъ.

Измѣненія спиннаго мозга въ періодъ эмбриональнаго развитія зародыша чрезвычайно просты. Онѣ сводятся главнымъ образомъ къ гистологическимъ измѣненіямъ его стѣнокъ и ведутъ въ концѣ эмбриональнаго періода къ обособленію въ нихъ периферическаго и центральнаго слоя, изъ которыхъ первый составляетъ зачатокъ бѣлаго, второй — сѣраго вещества мозга. Какъ бѣлое, такъ и сѣрое вещество являются у вылупившейся рыбки въ весьма примитивномъ состояніи и развиваются окончательно только спустя долгое время послѣ вылупленія.

Въ предыдущей части этой главы мы видѣли, что спинномозговая трубка состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ, расположенныхъ въ видѣ радіусовъ относительно ея полости. Клѣтки верхней ея части, въ которой произошло замыканіе нервной бороздки, равно какъ и клѣтки ея нижней части гораздо меньше боковыхъ, почему боковыя стѣнки спинномозговой трубки значительно толще верхней и нижней стѣнокъ. Въ такомъ видѣ спинномозговая трубка остается довольно долго почти безъ всякихъ измѣненій. Клѣтки ея дѣлятся, но сохраняютъ по прежнему свою цилиндрическую форму и радіальное положеніе относительно просвѣта трубки. Дѣленіе совершается въ это время только въ продольномъ направленіи, вслѣдствіе чего стѣнки спинномозговой трубки утолщаются сравнительно весьма мало. Только къ концу эмбриональнаго развитія въ спинномозговой трубкѣ становятся замѣтными важныя измѣненія. Онѣ начинаются тѣмъ, что





представляет неизмѣненную протоплазму, въ первой—ращенной желтымъ цвѣтомъ, протоплазма сильно измѣнена, что уже видно изъ ея отношенія къ пикрокармину. а препаратахъ она является крупнозернистою. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ (послѣ вылупленія) эта часть нервной трубки состоитъ, какъ и neuroglia вообще, изъ множества переплетающихся между собою волоконъ.

Измѣненія, замѣчаемыя въ периферическихъ клѣткахъ спинномозговой трубки въ эмбриональный періодъ развитія гужать только подготовленіемъ къ образованію бѣлаго вещества; онѣ заключаются главнымъ образомъ въ химическомъ измѣненіи клѣтокъ,—что ясно изъ отношенія различныхъ частей клѣтокъ къ пикрокармину, и во всякомъ случаѣ ведутъ къ образованію только основной массы бѣлаго вещества мозга. Ячеистыя образованія, которыя встрѣчаются въ бѣломъ веществѣ вполне сформированнаго мозга, являются въ пост-эмбриональномъ періодѣ и будутъ описаны во второй части этого сочиненія. Въ этомъ послѣднемъ періодѣ клѣтки центральной части спиннаго мозга олучаютъ характеръ нервныхъ клѣтокъ; тогда же происходитъ и обособленіе эпителія центральнаго канала изъ клѣтокъ центральной части спиннаго мозга.

Описанные теперь первоначальные моменты дифференцированія бѣлаго и сѣраго вещества въ спинномъ мозгу весьма мало изслѣдованы до сихъ поръ у позвоночныхъ животныхъ и еще менѣе у беспозвоночныхъ, не смотря на то что только эмбриологическимъ путемъ можно рѣшить вопросъ о томъ, что надо считать въ мозгу за нервные, а что за соединительнотканые элементы. Въ послѣднее время изслѣдованія *Оллы* и *Эйхюрста* нѣсколько разъяснили процессъ образованія нервныхъ и соединительнотканыхъ элементовъ, но ни одно изъ этихъ изслѣдованій не касается тѣхъ стадій раз-

витія, въ которыхъ происходитъ первое дифференцированіе  
основнаго вещества *neuroglia*, которое, какъ мы видѣли,  
образуется черезъ измѣненія самихъ клѣтокъ. Единственныя  
извѣстныя мнѣ въ этомъ отношеніи наблюденія суть наблюде-  
нія *Гетте* <sup>(1)</sup>, который описываетъ у *Bombinator* не то-  
же точно измѣненія нервныхъ клѣтокъ, какъ мы видѣли у  
стерляди. У *Bombinator*, по Гетте, периферическія клѣтки  
спинномозговой трубки также измѣняются очень рано. Ес-  
ли внутреннія части этихъ клѣтокъ превращаются, въ слѣдствіе  
творенія желточныхъ зернышекъ, въ водянисто-прозрач-  
ное вещество, тѣ же части, которыя обращены внутрь, сохраняютъ  
свой прежній видъ. Впослѣдствіе наружныя части клѣтокъ  
сливаются вмѣстѣ и образуютъ общій периферическій слой,  
конечно вполне соответствующій периферическому слою  
стерляжьего спиннаго мозга.

Измѣненіе зачатка нервной системы, аналогичное описан-  
ному мною у стерлядей и Гетте у *Bombinator*, свойственно  
по всей вѣроятности и безпозвоночнымъ животнымъ.  
Является тамъ въ нѣсколько другомъ видѣ, согласно съ  
формой дефинитивнаго развитія нервной системы у нихъ.  
Къ сожалѣнію этотъ процессъ изслѣдованъ еще меньше,  
чемъ у позвоночныхъ. Какъ примѣръ подобныхъ измѣне-  
ній можетъ служить развитіе брюшныхъ и головныхъ ганглиевъ  
рыбнаго рака. У рыбнаго рака, какъ я могъ убѣдиться со-  
бственными изслѣдованіями, въ зачаткахъ ганглиевъ, въ  
отдѣленія ихъ отъ верхняго слоя клѣтокъ—гиподермы,  
появляется масса мелкозернистаго вещества, весьма  
окрашивающагося карминомъ и отличающагося этимъ отъ  
остатковъ нервнаго зачатка. *Бобрецькій*, описывая развитіе  
нервной системы, говоритъ что въ каждой половинѣ нерв-

<sup>(1)</sup> *Goltz* Entw. der Unke стр. 276.

чатка появляется въ клетчатой массѣ небольшая круглая полость<sup>(1)</sup>. То что *Бобрецкій* называетъ полостью ганглія,—не есть полость, а есть въ сущности масса мелкозернистаго вещества, та масса, изъ которой по всей вѣроятности образуется впоследствии такъ наз. молекулярное вещество (fibrilläre Punctsubstanz Лейдига), соответствующее неогліи мозга позвоночныхъ животныхъ. Другой еще лучшій примѣръ дифференцірованія нервнаго зачатка у артроподъ представляетъ скорпіонъ, согласно наблюденіямъ *Мечникова* <sup>(2)</sup>. Гангліи брюшной цѣпочки у скорпіона, въ скоромъ времени послѣ ихъ появленія въ видѣ зачатковъ, разпадаются на верхній—ячейстый слой и нижній, въ которомъ проходятъ нервные волокна. Этотъ послѣдній слой, во всей вѣроятности, представляетъ аналогію съ периферическими частями измѣненныхъ клѣтокъ мозга стерляди, *Вомпатор* и проч. Такую же аналогію представляетъ и измѣненіе гангліевъ у аранеи<sup>(3)</sup>, у которыхъ также спинная часть ганглія превращается въ мелкозернистое вещество, служащее вѣроятно зачаткомъ молекулярнаго вещества. На основаніи этихъ фактовъ, мнѣ кажется можно допустить аналогію между дифференцірованіемъ гангліевъ у позвоночныхъ и артроподъ. Это дифференцірованіе аналогично не только по своему гистологическому характеру, но и по топографическимъ отношеніямъ. Въ настоящее время едва ли можно сомнѣваться въ томъ, что первые процессы образованія нервной системы у артроподъ и у позвоночныхъ представляютъ аналогію. У тѣхъ и другихъ нервная система

---

<sup>(1)</sup> *Н. Бобрецкій* Изъ эмбриологіи членистоногихъ стр. 33.

<sup>(2)</sup> *Meznikow* Embryologie des Scorpions. Zeitschr. f. wiss. Zoologie XXI стр. 224.

<sup>(3)</sup> *Залемскій* Исторія развитія аранеи, въ запискахъ Кіевского общества естествоиспытателей. Т. 3.

образуется изъ экзодерма и является въ видѣ парныхъ утолщеній этого листа. У позвоночныхъ эти утолщенія заворачиваются въ трубку, у артроподъ—пѣть. Вслѣдствіе этой периферическая часть спинномозговой трубки позвоночныхъ будетъ соответствовать спинной сторонѣ ганглиевъ артроподъ. Параллельно съ этимъ соответствіемъ идугъ и ихъ венія въ обѣихъ этихъ частяхъ мозга артроподъ и позвоночныхъ. У позвоночныхъ периферическая часть спинномозговой трубки превращается въ мелкозернистое вещество составляющее основу бѣлаго вещества мозга, у артроподъ такіа измѣненія выражены на спинной сторонѣ нервной системы и также ведутъ къ образованію совершенно аналогичнаго мелкозернистаго вещества.

Головной мозгъ. Форменныя измѣненія головного мозга, на сколько онѣ видны снаружи, были уже описаны при описаніи наружныхъ измѣненій зародыша. Мы видѣли, что головной мозгъ сначала состоитъ изъ двухъ мозговыхъ пузырей—передняго и задняго и, что только съ появленіемъ глазныхъ пузырей становится возможнымъ различить третій—средній мозговой пузырь, который лежитъ между глазными пузырями и заднимъ мозговымъ пузыремъ. Головной мозгъ спереди и снизу заключенъ въ массу средняго листа, которая составляетъ такъ наз. головныя пластинки; сверху онъ прикрытъ только верхнимъ зародышевымъ листомъ, такъ какъ головныя пластинки доходятъ сбоку только до краевъ верхней стѣнки мозга. Различныя видоизмѣненія зачатка головного мозга производятъ вліяніе на окружающую его массу головныхъ пластинокъ и обуславливаютъ форму послѣднихъ.

Зачатокъ головного мозга, какъ непосредственное продолженіе спинномозговой трубки, представляетъ большое сло-

ство съ послѣдней относительно строенія. На всемъ протяженіи головного мозга боковыя стѣнки его гораздо толще нижней и верхней (фиг. 72 и 73). Наибольшую разницу въ толщинѣ стѣнокъ представляетъ задній мозговой пузырь, который ближе остальныхъ къ спинному мозгу и поэтому по строенію болѣе другихъ похожъ на спинномозговую трубку. Въ заднемъ мозговомъ пузырьѣ боковыя стѣнки значительно утолщены, а верхняя стѣнка состоитъ всего изъ одного слоя довольно плоскихъ клѣтокъ, нижняя стѣнка хотя толще верхней, но уступаетъ значительно въ толщинѣ боковымъ. Передніе два мозговые пузыря сохраняютъ такое же отношеніе стѣнокъ, но съ нѣкоторыми измѣненіями. Такимъ образомъ, въ области глазныхъ пузырей верхняя стѣнка мозга, вслѣдствіе распространенія боковыхъ утолщеній кажется утолщенною (фиг. 69, фиг. 66и 67). Въ передней части мозга, по крайней мѣрѣ въ раннихъ стадіяхъ развитія (фиг. 66 и 67) является тоже самое: верхняя стѣнка и здѣсь состоитъ изъ двухъ утолщенныхъ половинъ сходящихся какъ разъ на продольной оси головного мозга.

Образованіе мозговыхъ пузырей происходитъ, какъ уже было замѣчено выше, постепенно. Въ первое время даже послѣ отдѣленія глазныхъ пузырей, мозговые пузыри отдѣляются только на брюшной сторонѣ, спинная же сторона ихъ представляетъ совершенно ровную поверхность. Эта стадія развитія нарисована на фиг. 66, 67 и 68, представляющихъ три продольные разрѣза черезъ голову зародыша въ томъ періодѣ развитія, когда сердце не начало еще сокращаться. На фиг. 66 разрѣзъ проходитъ какъ разъ по срединѣ головного мозга, фиг. 67 и 68 представляютъ разрѣзы, проведенные черезъ боковыя части его. На продольномъ разрѣзѣ

готовной мозгъ представляетъ въ этой стадіи слѣдную грѣ-  
ку, утолщенная брюшная сторона которой въ нѣсколькихъ  
мѣстахъ изогнута. Самый задній изъ этихъ изгибовъ, на-  
правленный впередъ, представляетъ передній край задняго  
мозга (фиг. 66, 67 Моб). Овъ обособляется ранѣе пре-  
чихъ частей мозга и отдѣляется отъ передняго мозга пла-  
стинчатымъ отросткомъ головныхъ пластинокъ, составлен-  
нымъ такъ наз. срединной черепной перекладинной (Ратъ).  
Впередъ отъ срединной перекладинны располагается передній  
и срединный мозгъ, которые на продольныхъ разрѣзахъ не  
отдѣляются еще другъ отъ друга. Верхняя и нижняя стѣ-  
нка стѣны стѣнчатыхъ мозговыхъ пучковъ являются, в  
кряней мѣрѣ въ передней части утолщенными. На фиг. 68  
по утолщенію верхней стѣнки собственно боковыхъ стѣ-  
нокъ въ соединеніи ихъ по своему продолженію выходу пла-  
стинокъ пучковъ. Задняя сторона этого утолщенія можетъ  
служить границей между переднимъ и среднимъ мозгомъ,  
которые въ задней сторонѣ мозга также не отдѣляются  
другъ отъ друга саркомой.

Дальнѣйшее и мѣняющееся строеніе мозга представляетъ  
предомные разрѣзы нарисованные на фиг. 81, 82, 83 и 84.  
Фиг. 81 представляетъ разрѣзъ черезъ средину головы  
состоящую изъ боковой части и т. п. Въ представленіи  
этихъ разрѣзовъ стала развита замѣтная весьма за-  
мѣчательная и мѣняющаяся, состоящая изъ двухъ образцовъ въ от-  
дѣленіи задняго мозга вѣтви по сзади и сбоку, но и сверху.  
Верхняя стѣнка головного мозга представляетъ углубленіе  
въ формѣ складки, которое лежитъ такъ разъ противъ сре-  
динной выше срединной перекладинны черепа, т. е. противъ  
задняго мозга. Эта складка, которая называется верхней поверх-  
ностью мозга, лежитъ на переднемъ и заднемъ частяхъ, въ

которых послѣдняя и составляет верхнюю стѣнку задняго мозга. Складка верхней стѣнки нѣсколько утолщена; это утолщеніе, или лучше сказать задняя часть складки, составляет зачатокъ мозжечка, который развивается однако гораздо позже. Въ переднемъ и среднемъ мозгѣ (фиг. 81 Мвс) также замѣтны измѣненія. Задняя часть средняго мозга растетъ въ видѣ полого отростка назадъ. Этотъ отростокъ, ограничивающій среднюю перекладину черепа спереди, замѣтенъ уже въ предыдущей стадіи развитія. Онъ составляетъ зачатокъ *infundibulum* (фиг. 81 Inf). Въ описываемой теперь стадіи развитія стѣнки передняго и средняго мозговыхъ пузырей значительно тоньше, чѣмъ въ предыдущей; это всего болѣе замѣтно на среднемъ разрѣзѣ; къ бокамъ эти стѣнки нѣсколько утолщаются.

Дальнѣйшія измѣненія головного мозга будутъ рассмотрѣны при спеціальному обзорѣ развитія нервной системы, такъ какъ наиболѣе важные процессы дифференцірованія отдѣльныхъ частей его совершаются въ постэмбриональный періодъ развитія. Здѣсь я замѣчу только, что въ общихъ чертахъ развитіе отдѣльныхъ частей головного мозга изъ трехъ мозговыхъ пузырей не представляетъ у стерлядей никакихъ выдающихся особенностей. Изъ передняго мозгового пузыря, какъ и у прочихъ позвоночныхъ, у стерлядей развиваются полушарія мозга съ *lobi olfactorii* и промежуточный мозгъ (*thalamencephalon*), изъ средняго мозгового пузыря—средній мозгъ или сопрога *bigemina*, а изъ задняго пузыря—продолговатый мозгъ съ зачаточнымъ мозжечкомъ.

Гистологическія измѣненія головного мозга въ эмбриональный періодъ развитія ничѣмъ не отличаются отъ описанныхъ въ спящемъ мозгу; поэтому я не считаю нужнымъ останавливаться на нихъ. Различныя особенности въ этомъ отношеніи, которыя выражаются главнымъ образомъ

во время пост-эмбрионального развития, будут опираться на свои мѣсты.

Въ заключеніе я считаю нужнымъ указать на положеніе головного мозга относительно продольной оси тѣла зародыша во время эмбрионального періода развитія, такъ какъ оно выясняетъ отношеніе габитуса къ другимъ характеристическимъ познательнымъ животнымъ. Известно, что у всѣхъ позвоночныхъ головной мозгъ изгибается между спиннымъ и продолговатымъ мозгомъ. Этотъ изгибъ является начиная съ рыбъ и кончая высшими позвоночными животными. Такъ какъ это изгибаніе есть явленіе постоянное у высшихъ животныхъ, такъ какъ оно обусловливается, вѣроятно, общими причинами развитія переднихъ мозговыхъ пузырей, слѣдуетъ съ извѣстными оговорками, но въ этотъ процессъ надо смотрѣть какъ на начало процесса въ развитіи головного мозга, ведущее въ концѣ концовъ къ высшимъ формамъ развитія этого органа. У стерляки всѣ три мозговые пузыря въ продолженіи всего эмбрионального и пост-эмбрионального развитія остаются въ одной плоскости. Несомнѣнно и изгибаніе мозга у рыбъ не можетъ быть рассматриваемо какъ аналогичное изгибу высшихъ позвоночныхъ животныхъ, такъ какъ оно обусловливается исключительно только положеніемъ головы относительно поверхности жѣлѣза. Въ этомъ отношеніи стерляки похожи съ одной стороны на пилосомъ съ другой — на костистыхъ рыбъ, въ представленіи о которыхъ рыба стерляки не имѣетъ анатомическаго предвзвѣсія, весьма близка въ этомъ отношеніи къ костистымъ рыбамъ, а съ другой стороны мозгъ изгибается также точно, какъ у высшихъ позвоночныхъ. Замѣчательно при этомъ, что въ костистыхъ рыбахъ у эластобранхій, во



торое прослѣжено очень подробно Бальфоромъ<sup>(1)</sup>, является у нихъ какъ провизорное явленіе; къ концу развитія, голова, а съ нею и головной мозгъ опять выпрямляется. Если мы по справедливости можемъ считать изгибаніе головного мозга явленіемъ очень важнымъ, то по моему мнѣнію, весьма важно различіе представляемое эласмобранхіями относительно другихъ порядковъ рыбъ. У эласмобранхій, въ первый разъ между низшими формами позвоночныхъ животныхъ намѣчается измѣненіе мозга, которое прогрессивно усиливаясь, ведетъ къ образованію болѣе высшихъ формъ этого органа. Если мы возьмемъ во вниманіе, что кромѣ этого яйца эласмобранхій и первыя стадіи развитія ихъ имѣютъ большое сходство съ яйцами и развитіемъ чешуйчатыхъ амфибій и птицъ, то на эласмобранхій мы должны смотрѣть какъ на формы, близко стоящія къ прототипу этихъ высшихъ позвоночныхъ. Циклостомы и ганойды, будутъ представлять въ такомъ случаѣ другую группу рыбъ, которая по своимъ первымъ эмбриональнымъ явленіямъ и по развитію мозга съ одной стороны примыкаетъ къ нагимъ амфибіямъ, съ другой къ костистымъ рыбамъ. Это отношеніе ганойдъ и циклостомъ было уже указано въ предыдущихъ главахъ. Мы видѣли, что амфибии имѣютъ много общаго съ этими рыбами относительно первыхъ процессовъ развитія; относительно развитія мозга представляютъ нѣкоторый прогрессъ. Костистыя рыбы представляютъ относительно этого послѣдняго пункта наибольшее сходство съ ганойдами и циклостами.

<sup>(1)</sup> *Balfour. Development of. Elasmobr. Fishes Journ of. Anat. and Physiol. т. XI, стр. 441.*

ОРГАНЫ ЧУВСТВЪ.

Во время эмбриональнаго развитія появляются зачатки органовъ обонянія, слуха и зрѣнія. Всѣ эти органы, и преимущественно первые два, развиваются въ это время весьма мало и являются у вылупившейся личинки въ весьма примитивномъ состояніи. Въ общихъ чертахъ развитіе происходитъ слѣдующимъ образомъ.

Органы обонянія являются не задолго до начала сокращенія сердца въ видѣ двухъ ямокъ, лежащихъ сбоку передней части мозга. Обонятельныя ямки происходятъ вслѣдствіе углубленія верхняго зародышеваго листа совершенно также какъ и слуховыя ямки, съ тѣмъ однако различіемъ, что въ образованіи ихъ принимаютъ участіе оба слоя экзодерма, тогда какъ въ образованіи слуховыхъ ямокъ одинъ нижній слой. Клетки экзодерма удлиняются на двѣ ямки и принимаютъ форму цилиндрическаго эпителия; въ такомъ видѣ (фиг. 58 (1g)) обонятельные органы остаются до вылупленія и развиваются дальше, спустя долгое время послѣ вылупленія.

Органы слуха, появляющіеся, какъ мы видѣли выше, довольно рано въ видѣ слуховыхъ сумочекъ, составляютъ углубленія нижняго слоя экзодерма по бокамъ продолговатаго мозга. Этотъ слой, вѣроятно, предварительно утолщается, такъ какъ вокругъ отверстія слуховыхъ ямокъ (фиг. 72) находится утолщенный слой экзодерма. Самая ранняя стадія развитія слуховаго органа представлена въ поперечномъ разрѣзѣ на фиг. 72 Obs. Слуховая ямка, не закрытая еще въ слуховой пузырькѣ, имѣетъ уже грушевидную форму. Стѣнки ея, состоящія изъ цилиндрическихъ клетокъ, утолщаются на днѣ, а полость ея является въ видѣ довольно узкой трехъугольной щели. Въ слѣдующей ста-

дія (фиг. 73 Obs) развитія слуховая ямка растеть назадъ, края отверстія ея постепенно сближаются, а полость напротивъ увеличивается. Это увеличеніе полости идетъ параллельно съ утонченіемъ стѣнокъ слуховой ямки, которое ясно изъ сравненія фиг. 72 и 73. Слуховой органъ въ концу развитія является въ формѣ овальнаго пузырька съ довольно тонкими стѣнками, состоящими изъ цилиндрическихъ клітокъ. Въ этомъ видѣ онъ представляетъ зачатокъ кожистаго лабиринта, изъ котораго впоследствии развиваются *recessus labyrinthi*, полукружные каналы, *lagaena* и проч. Развитіе всѣхъ этихъ органовъ совершается во время пост-эмбриональнаго развитія зародыша.

Глаза, въ видѣ первичныхъ глазныхъ пузырей, начинаютъ образоваться очень рано и, какъ замѣчено выше, обозначаютъ своимъ появленіемъ границу между переднимъ и среднимъ мозговыми пузырями. Первичные глазные пузыри представляютъ полые слѣпые отростки головного мозга, съ довольно узкою полостью внутри, направленные въ стороны и вверхъ (фиг. 69) въ спинной сторонѣ головы. Снизу глазные пузыри ограничены головными пластинками, сверху—границею ихъ служатъ упомянутыя выше провизорныя утолщенія экзодерма, которыя очень плотно прилегаютъ къ верхней стѣнкѣ глазныхъ пузырей и, весьма вѣроятно, обуславливаютъ своимъ присутствіемъ направленіе глазныхъ пузырей вверхъ (фиг. 69). Первичные глазные пузыри стерляди, по своей формѣ и по незначительному объему ихъ полости, больше всего похожи на глазные пузыри амфибій, напр. тритона (см. Kessler zur Entwickl. des Auges der Wirbelthiere таб. IV фиг. 53). Послѣдніе однако имѣютъ въ соотвѣтственной стадіи развитія горизонтальное положеніе; это служитъ отчасти подтвержденіемъ того, что направленіе глазныхъ пузырей стерляди вверхъ обуслови-

вается давленіемъ провизорныхъ утопленій экзодерма (фиг. 69 Eхv), являющихся у стерляди, по отсутствующихъ у тритона. Первичные глазные пузыри представляютъ также гистологическое строеніе, какъ и головной мозгъ; они состоятъ изъ одного слоя тѣсно прилегающихъ другъ къ другу цилиндрическихъ клѣтокъ; на внутренней поверхности ихъ во время первыхъ стадій развитія замѣтно довольно значительное скопленіе пигментныхъ зернышекъ, находящихся также и въ стѣнкахъ головного мозга.

Слѣдующая стадія развитія (фиг. 70 и 71), которую я имѣлъ случай наблюдать, представляетъ значительныя измѣненія, сравнительно съ предыдущей. Такъ какъ эта стадія развитія не представляетъ существенныхъ отличій отъ соответственныхъ стадій развитія глаза другихъ позвоночныхъ животныхъ, то я не нахожу нужнымъ долго останавливаться на ея описаніи. Первичные глазные пузыри сплюсываются, одна стѣнка вдавливается въ другую, одними словами первичные пузыри превращаются въ вторичные. Одновременно съ этимъ со стороны экзодерма и именно основнаго его слоя происходитъ образованіе линзы (фиг. 71 L). Линза происходитъ какъ и у другихъ животныхъ черезъ углубленіе экзодерма и, по способу своего образованія, ближе всего стоитъ къ линзѣ амфибій, такъ какъ въ образованіи ея у стерлядей участвуетъ только нижній слой экзодерма. Переходъ первичнаго пузыря во вторичный обуславливается давленіемъ образующейся линзы на переднюю стѣнку первичнаго пузыря. Вслѣдствіе этого давленія, которое производится главнымъ образомъ на верхнюю часть стѣнки первичнаго пузыря, послѣдняя углубляется внутрь и ведетъ за собою углубленіе на всемъ протяженіи глазнаго пузыря. Вторичный пузырь составляетъ зачатокъ ретины. Передняя его стѣнка превращается въ ретину, задняя въ пиг-

исптенный слой ретины; въ послѣдней къ концу эмбриональнаго развитія появляется пигментъ.

Къ концу эмбриональнаго развитія, линза отшнуровывается отъ основнаго листа экзодерма и является въ видѣ овальнаго пузыря. Дальнѣйшія измѣненія ея, равно какъ и образованіе *chorioidea*, окончательное развитіе ретины, образованіе *corneae*, *scleroticae* и стекловиднаго тѣла происходитъ послѣ вылупленія зародыша изъ яйца.

На брюшной части вторичнаго глазнаго пузыря находится глазная щель, которая можетъ быть наблюдаема на продольныхъ разрѣзахъ глаза (фиг. 83 и 84). У зародышей эта щель еще довольно велика; она уменьшается только послѣ вылупленія зародыша вслѣдствіе сближенія краевъ вторичнаго пузыря, послѣ того какъ совершенно отдѣлится линза. Во время образованія сосудовъ въ головѣ черезъ эту щель проходитъ сосудъ, который составляетъ зачатокъ *arteriae centralis retinae*. На нѣкоторыхъ продольныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ этотъ сосудъ можетъ быть наблюдаемъ довольно легко.

## 2. Мезодермъ и его дериваты.

Послѣ замыканія спинномозговой бороздки, мезодермъ представляетъ слѣдующее строеніе. Въ формѣ овальной пластинки, онъ располагается подъ всей спинной стороною зародыша, какъ въ туловищной, такъ и въ головной частяхъ послѣдняго, переходитъ за Русковіево отверстіе на брюшную часть зародыша и оканчивается тамъ приблизительно на уровнѣ верхушки брюшной дополнительной части первичной пищеварительной полости. Онъ повторяетъ собою форму видимаго снаружи зародышеваго щита, который есть ничто

нное, какъ часть зародыша утолщенная вслѣдствіе притѣ-  
ствія въ ней мезодерма. Съ другой стороны, видима сѣ-  
ружи границы мезодерма т. е. границы зародышевого щита со-  
отвѣствуетъ, по крайней мѣрѣ сначала, границамъ первичной  
пищеварительной полости. Мезодермъ образуется первично  
надъ пищеварительною полостью и только впоследствии  
онъ разрастается между экзодермомъ и энтодермою  
во всѣ стороны (впередъ, въ стороны и назадъ).

Послѣ образованія хорды и Вольфовыхъ каналовъ, въ  
ласти мезодерма можно различить нѣсколько частей, ко-  
торыя представляютъ собою большую часть зачатки опре-  
деленныхъ органовъ и, слѣдовательно, развиваются отъ  
другъ отъ друга. Выше была уже сказано, что съ появле-  
ніемъ Вольфовыхъ каналовъ можно различить головную и  
туловищную части зародыша. Границею между обѣими ча-  
стями служить передній, загибающійся понаправленію к  
оси зародышевого тѣла, конецъ Вольфовыхъ каналовъ.  
Передняя или головная часть нечленистая, туловищная  
часть раздѣлена на рядъ сегментовъ, составляющихъ такъ  
наз. первичные позвонки или первичные сегменты. Воль-  
фовы каналы, на всемъ своемъ протяженіи, отдѣляютъ  
туловищную часть мезодерма сегментныя пластинки отъ бо-  
ковыхъ пластинокъ.

Въ мезодермѣ, какъ и въ остальныхъ зародышевыхъ  
листахъ, можно различить осевую и боковыя части. Осевая  
часть, располагающаяся подъ осью экзодерма, или первич-  
нымъ зачаткомъ, состоитъ первоначально изъ одной хорды.  
Боковыя части распадаются на сегментныя пластинки, Воль-  
фовы каналы и боковыя пластинки. Осевая часть распола-  
гается въ туловищѣ и хвостѣ зародыша и, продолжаясь  
въ головную часть его, доходитъ только до переднихъ

рая продолговатого мозга (задняго мозгового пузыря). Впереди отъ нея мезодермъ головы состоитъ изъ продолженія только боковыхъ частей туловищнаго мезодерма, которыя въ видѣ непрерывныхъ пластинокъ, называемыхъ головными пластинками, лежатъ подъ головнымъ мозгомъ и сбоковъ его. послѣ образованія ротового углубленія и отдѣленія глоточныхъ пластинокъ въ головной части мезодерма можно различить три части: среднюю, составляющую головныя пластинки въ тѣсномъ смыслѣ слова (фиг. 59 Kprl), боковыя, составляющія зачатки жабернаго аппарата, или глоточныя пластинки и переднюю, составляющую зачатокъ перикардія и сердца.

Послѣ этаго краткаго обзора общихъ измѣненій мезодерма мы можемъ перейти къ изслѣдованію развитія отдѣльныхъ его частей въ туловищномъ и головномъ его отдѣлѣ. Начнемъ съ туловища.

Выше было уже сказано, что наружныя измѣненія въ туловищной части зародыша состоятъ главнымъ образомъ въ утолщеніи ея. Спинная сторона туловища постепенно растетъ въ вышину и, когда она достигаетъ извѣстной высоты, то, вслѣдствіе того, что она нѣсколько придавливается плочной оболочкой, она перегибается нѣсколько на сторону, какъ это видно напр. на поперечномъ разрѣзѣ, нарисованномъ на фиг. 63. Этотъ ростъ и, связанное съ нимъ, измѣненіе въ положеніи спины обусловливаются почти исключительно только мезодермомъ и его частями. Впродолженіе всего времени послѣ замыканія спинномозговой трубки задняя часть мезодерма (главнымъ образомъ первичные сегменты) значительно утолщается; она давитъ на верхній зачаточный листъ, приподнимаетъ его и обусловливаетъ такимъ образомъ выростаніе спины зародыша въ вышину. И этомъ, впродолженіи указаннаго времени измѣняется

также и относительное положеніе частей мезодерма, которыя мы должны рассмотреть прежде, чѣмъ приступимъ къ изложенію развитія отдѣльныхъ частей мезодерма.

Въ первое время послѣ замыканія спинномозговой трубки мезодермъ представляетъ слѣдующее топографическое положеніе частей. Ось его составляетъ хорда, являющаяся на поперечныхъ разрѣзахъ въ видѣ довольно большаго кружка состоящаго изъ мелкозернистыхъ клѣтокъ. По боковымъ сторонамъ хорды лежатъ первичные сегменты зародыша, имѣющіе приблизительно форму трехугольниковъ, основаніемъ которыхъ къ хордѣ и верхушкою къ периферіи зародыша. Основаніе первичныхъ сегментовъ прилегаетъ къ боковымъ частямъ хорды и спинномозговой трубки; въ мѣстахъ, гдѣ лежатъ оба названные органа, основаніе первичныхъ сегментовъ вырѣзано (фиг. 47 Sgr). Первичные сегменты суживаются по направленію отъ центра къ периферіи, отъ хорды къ Вольфовымъ каналамъ, и переходятъ затѣмъ въ слой клѣтокъ, лежащій непосредственно подъ плотными еще Вольфовыми каналами. Этотъ слой связываетъ первичные сегменты съ боковыми пластинками и можетъ быть названъ промежуточною ячеистою массою, такъ какъ онъ вполне соответствуетъ такъ наз. *intermediäre Zellenmasse* зародышей птицъ. За этой массой лежатъ боковыя пластинки, которыя состоятъ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ, вращающихся въ послѣдствіи: верхній въ кожноволокнистый, нижній въ кишечноволокнистый слой.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 48) это отношеніе нѣсколько измѣняется. Измѣненіе касается главнымъ образомъ первичныхъ сегментовъ, которые растутъ въ вышнемъ направлении, при чемъ сторона ихъ, прилегающая къ энтодерму, утолщается; это очень замѣтно при сравненіи поперечнаго разрѣза фиг. 47 съ 48. Продолженіе измѣненія въ этомъ



одѣ мы встрѣчаемъ въ слѣдующей стадіи развитія, нари-  
ванной на фиг. 61, гдѣ кромѣ того значительно измѣ-  
няется отношеніе первичныхъ сегментовъ къ боковымъ пла-  
стинкамъ. Обѣ эти части въ рассматриваемой стадіи разви-  
тія разъобщаются вслѣдствіи того, что исчезаетъ слой, со-  
единяющій ихъ между собою—промежуточная ячеистая масса.  
Эта масса, лежащая подъ Вольфовыми каналами, отходитъ,  
со всей вѣроятностію, къ боковымъ пластинкамъ. Вольфовы  
каналы опираются наружнымъ своимъ краемъ на внутрен-  
ній край боковыхъ пластинокъ (фиг. 61 Sp), состоящихъ по  
прежнему изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Первичные сегменты,  
прилежащіе внутреннимъ краемъ и въ этой стадіи разви-  
тія непосредственно къ спинномозговой трубкѣ и хордѣ,  
представляютъ теперь рѣзко очерченный, нѣсколько закруг-  
ленный наружный край. Въ слѣдующей стадіи развитія пер-  
вичные сегменты еще болѣе выростають (фиг. 62 Mr) вверхъ  
и сокращаются въ длину. Въ этой стадіи, между первич-  
ными сегментами и осевыми органами (хордою и спинно-  
мозговою трубкою) появляется масса клѣтокъ, играющая во-  
слѣдствіи очень важную роль въ развитіи (фиг. 62 Sgs) и  
представляющая такъ наз. *скелетородный* слой. Я оставляю  
это названіе въ виду того, что изъ этой массы главнымъ  
образомъ развивается скелетъ, хотя изъ нея также обра-  
зуются и другіе органы, какъ спинномозговые нервы, кро-  
веносные сосуды и проч. Скелетородный слой, прилежащій  
с одной стороны непосредственно къ спинномозговой трубкѣ  
и хордѣ, съ другой къ первичнымъ сегментамъ, которые  
будутъ быть теперь названы мускульными пластинками (фиг.  
Mr), въ осевой части зародыша (подъ хордой) сопри-  
касается съ энтодермомъ.

Въ этой части скелетороднаго слоя происходитъ обра-  
зованіе кровеносныхъ сосудовъ. На поперечномъ разрѣзѣ

фиг. 62 уже образовалась под хордою аорта, въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія можно уже видѣть образованіе. За образованіемъ скелетогорного слоя первичные сегменты получаютъ специальное значеніе зачатковъ мускуловъ и будутъ по этому быть названы мускульными пластинками. Отношеніе ихъ къ боковымъ пластинкамъ остается тоже, какъ и прежде. Мускульныя пластинки продолжаютъ ростъ въ высоту и въ стадіи, изображенной на фиг. 63, имѣютъ форму длинныхъ четырехугольниковъ съ закругленными углами. Результатъ роста мускульныхъ пластинокъ въ высоту, такъ какъ параллельно съ выростаніемъ спинной части въ высоту ширина ея уменьшается, то органы, лежащіе сначала съ боковъ первичныхъ сегментовъ: Боковые каналы и боковыя пластинки, подвигаются пассивно въ заднюю часть зародыша. Въ стадіи фиг. 63 Вольфовы каналы (Wg) лежатъ уже не съ боковъ первичныхъ сегментовъ (мускульныхъ пластинокъ), но подъ ними; боковыя пластинки имѣющія уже въ задней части зародыша полость, представляющую зачатокъ полости тѣла, также растутъ къ задней части зародыша и ложатся подъ Вольфовыми каналами (фиг. 63 Pb и Vcb). Внутренній край боковыхъ пластинокъ ходитъ дальше Вольфовыхъ каналовъ къ оси зародыша и несколько загибается вверхъ.

Изъ всѣхъ описанныхъ общихъ измѣненій мезодермы долженъ обратить вниманіе преимущественно на тѣ, которыя указываютъ на отношеніе осевой части мезодермы къ энтодерму, такъ какъ именно въ осевой части происходитъ образованіе сосудовъ, въ которомъ принимаетъ участіе мезодерма совмѣстно съ энтодермой. Въ первыхъ стадіяхъ развитія осевая часть энтодермы непосредственно прикасается къ хордою, которая лежитъ надъ нею. Въ послѣдующее время отъ энтодермы отдѣляются клѣтки, которыя образуютъ

итный шнуръ сопровождающій хорду на всемъ ея протяженіи (фиг. 48, 61 Snoh). Впослѣдствіи, когда между хордой и мускульными пластинками появляется скелетородный слой, то хорда отодвигается разростаніемъ послѣдняго вверхъ, скелетородный слой непосредственно соприкасается съ нижней частью энтодермы.

Переходимъ къ описанію развитія отдѣльных частей энтодермы.

### РАЗВИТІЕ ХОРДЫ.

Во время замыканія нервной бороздки хорда, въ видѣ довольно толстаго шнуръ, состоящаго изъ многоугольных клетокъ, лежитъ подъ спиннымъ мозгомъ и заднею частью брюшного. Она доходитъ впереди до продолговатаго мозга и оканчивается здѣсь закругленнымъ концомъ. Задній конецъ хорды, также закругленный, упирается въ соединительный каналъ между спинномозговой и пищеварительною трубками. Въ туловищной части зародыша хорда достигаетъ наибольшей толщины, впередъ и назадъ она постепенно суживается.

Впродолженіи эмбриональнаго періода хорда претерпѣваетъ весьма важныя гистологическія измѣненія. При своемъ развитіи она состоитъ изъ клетокъ, во всемъ похожихъ на эпителиальныя клетки мезодермы; протоплазма ихъ мелкозернистая, каждая клетка содержитъ ядро. Въ стадіи, нарисованной на фиг. 57, клетки хорды сплюсциваются по направленію продольной оси и являются въ формѣ довольно тонкихъ пластинокъ, налегающихъ другъ на друга и утончающихся отъ периферіи къ центру хорды (фиг. 79 Ch). Въ это время уже въ нихъ появляются вакуолы, въ видѣ малыхъ пузырьковъ, наполненныхъ жидкостью. Въ слѣдующей стадіи развитія количество вакуолей постепенно увели-

чивается. вакуоли сливаются другъ съ другомъ и живое выполняющая ихъ, мало по малу вытѣсняетъ протоплазму клѣтокъ съ ядромъ къ периферіи (фиг. 82 Ch). На фиг. 83 клѣтки хорды принимаютъ уже видъ, свойственный зрѣлому фиксативному состоянію; вся середина клѣтки занята прозрачнымъ веществомъ, и только на периферическихъ частяхъ клѣтки видна мелкозернистая протоплазма съ заключеннымъ въ ней стѣлкоположнымъ ядромъ. На периферической части хорды образуется толстая кутикулярная оболочка, выстилаемая клѣтками хорды. На поперечныхъ разрѣзахъ хорда иногда выпадаетъ изъ полости скелетородного слоя въ которой она помещается. Въ это время можно убѣдиться, что кутикулярная оболочка есть неотъемлемая принадлежность хорды, такъ какъ она выпадаетъ съ нею. Кроме оболочки, которую мы можемъ назвать внутренней, въ эмбриональномъ періодѣ развитія образуется еще другая, ограничивающая полость скелетородного слоя, въ которой располагается хорда, и образующаяся, какъ увидимъ далѣе, независимо отъ хорды. Эту оболочку мы можемъ назвать наружною.

Описанныя измѣненія хорды видѣны не отличаясь у отерлады отъ тѣхъ, которыя описаны для другихъ позвоночныхъ. Первые измѣненія состоятъ вездѣ въ сплющиваніи клѣтокъ хорды по направленію продольной оси хорды и заключаются въ вакуолизацию клѣтокъ хорды. Это было замѣчено Гетте у амфибій, Бальфоромъ у поперечнополосатыхъ рыбъ. Гетте говоритъ что клѣтки хорды дѣлаются до того узкими, что ядра занимаютъ почти весь поперечникъ клѣтокъ (Unke стр. 351). Послѣ появленія вакуолей клѣтки хорды дѣлаются шире, а протоплазма ихъ съ ядромъ отодвигается къ периферіи. Бальфоръ называетъ такое перемѣщеніе ядра миграціей и говоритъ, что такая миграція имѣетъ наз-

неніе отъ центра къ периферіи. Сначала всѣ ядра въ хордѣ Mullium и Pristiurus лежатъ въ центрѣ хорды и затѣмъ мигрируютъ къ периферіи. У стерлядей перемѣщеніе ядеръ не имѣетъ такого характера, какъ у описанныхъ Бальфоромъ поперечноротыхъ, такъ какъ ядра и протоплазма хордальныхъ клѣтокъ у нихъ никогда не группируются въ центрѣ хорды. Въ этомъ отношеніи стерляди представляютъ родство съ Torpedo, который выдѣляетъ Бальфоромъ въ особый типъ, относительно развитія хорды.

#### ПЕРВИЧНЫЕ СЕГМЕНТЫ И БОКОВЫЯ ПЛАСТИНКИ.

Измѣненія формы первичныхъ сегментовъ были уже писаны выше; намъ остается рассмотреть гистологическія измѣненія этихъ важныхъ частей мезодерма.

Во время замыканія спинномозговой бороздки первичные сегменты состоятъ изъ одинаковыхъ многогранныхъ клѣтокъ; въ скоромъ времени однако клѣтки, лежащія на сторонѣ, прилегающей къ хордѣ и нервной системѣ, удлиняются и принимаютъ форму многогранныхъ столбиковъ. (фиг. 48 и 61) Черезъ нѣкоторый промежутокъ времени между первичными сегментами и хордою появляется, какъ выше уже было казано, масса клѣтокъ, которую мы называли скелетороднымъ слоемъ. Для изученія первыхъ стадій развитія скелетороднаго слоя лучше всего горизонтальные разрѣзы, такъ какъ на поперечныхъ разрѣзахъ, вслѣдствіе незначительной толщины скелетороднаго слоя въ первыхъ стадіяхъ его развитія, онъ съ трудомъ можетъ быть замѣченъ.

Фиг. 79 и 80 представляютъ два горизонтальныхъ разрѣза въ двухъ послѣдовательныхъ стадіяхъ развитія зародка. На фиг. 79 скелетородный слой только что начинаетъ образоваться (фиг. 79 Sgusch) Онъ лежитъ въ видѣ одного

ряда круглыхъ кѣтокъ между хордою и первичными сегментами. Каждому первичному сегменту соответствуетъ въ сколько кѣтокъ (отъ 3—4); между сегментами находится промежутокъ, въ которомъ скелетороднаго слоя нѣтъ. Фиг. 80 представляетъ болѣе позднюю стадію развитія, когда скелетородный слой вследствие размноженія кѣтокъ начинаетъ утолщаться и образуетъ уже, вследствие слиянія своихъ отдѣловъ, цѣльную, непрерывную кѣлочатную массу въ кругъ хорды.

Хотя мнѣ не удалось видѣть отдѣленіе кѣтокъ скелетороднаго слоя отъ первичныхъ сегментовъ, но едва ли можно сомнѣваться въ томъ, что въ образованіи скелетороднаго слоя принимаютъ главное участіе первичные сегменты. Изъ этого говорятъ всеѣ, извѣстныя изъ эмбриологіи другихъ позвоночныхъ животныхъ, факты, и кромѣ того проявленіе скелетороднаго слоя не въ видѣ непрерывной массы, а въ видѣ отдѣловъ, соответствующихъ по своему положенію первичнымъ сегментамъ. Если бы этотъ слой образовался независимо отъ первичныхъ сегментовъ, то чѣмъ можно было объяснить это соответствіе? Помимо этого кѣтки скелетороднаго слоя лежатъ какъ разъ противъ кѣтокъ внутренняго края первичныхъ сегментовъ, что ужь также служить доказательствомъ генетической связи ихъ съ послѣдними.

Измѣненія первичныхъ сегментовъ, ведущія въ концѣ концовъ у всехъ позвоночныхъ къ обособленію мускульныхъ пластинокъ и скелетороднаго слоя<sup>(1)</sup>, представляютъ

---

(<sup>1</sup>) Называя массу кѣтокъ лежащую между мускульными пластинками и центральными органами «скелетороднымъ слоемъ» я долженъ замѣтить, что аналогичная часть у другихъ позвоночныхъ называется различно: Гетликеръ называетъ ихъ «*eigentliche Urtwirbel*». Билльфоръ у непережноротыхъ рыбъ называетъ ихъ «зачатками позвонковъ» (*vertebral rudiment*).

днако въ разныхъ классахъ позвоночныхъ животныхъ отличающіяся морфологическій интересъ. Въ этомъ отношеніи мы встрѣчаемъ опять то же различіе между гавоидами поперечноротыми рыбами, которое мы замѣтили относительно развитія головного мозга у обоихъ этихъ порядковъ рыбъ. Поперечноротыя рыбы и гавоиды отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что у первыхъ первичные сегменты полые, вторыхъ нѣтъ. Полость является у гавоидъ послѣ того же, когда первичные сегменты распадаются на скелетородный слой и мускульныя пластинки; эта полость является въ мускульныхъ пластинкахъ и обусловливается различнымъ направленіемъ роста мускульныхъ вѣтвей. У поперечноротыхъ рыбъ полость является очень рано, раньше чѣмъ образуется полость тѣла въ боковыхъ пластинкахъ<sup>(1)</sup>. Въ этомъ отношеніи поперечноротыя рыбы представляютъ сходство съ высшими позвоночными животными, напр. птицами, у которыхъ также въ извѣстный періодъ развитія въ первичныхъ сегментахъ появляется полость. Этимъ однако ограничивается сходство. Образование скелетородного слоя у поперечноротыхъ рыбъ совершенно аналогично съ гавоидами и отлично отъ высшихъ позвоночныхъ. У птицъ,

---

<sup>(1)</sup> *Гисс*, *Фостеръ* и *Бальфордъ* отрицаютъ присутствіе полости первичныхъ позвонковъ и полагаютъ, что вѣсто ея находятся кѣтки нѣ прозрачныя, чѣмъ остальные кѣтки первичныхъ позвонковъ. Я полагаю, что различіе въ мнѣніи *Келликера* съ одной стороны, *Гисса*, *Бальфора* и *Фостера* съ другой можетъ быть объяснено тѣмъ, что каждый изъ нихъ говоритъ о различныхъ стадіяхъ развитія. Изъ сличенія рисунковъ *Келликера* и *Бальфора* можно придти къ заключенію, что полость въ первичныхъ позвонкахъ у птицъ существуетъ и появляется на той же стадіи развитія и что эта полость образуется по всей вѣроятности изъ разжиженіе центрального слоя первичныхъ позвонковъ. (Сравн. *Meikner* Entwicklungsgeschichte des Mensch. etc. фиг. 86, 139, 140 и 1 и *Foster* и *Balfour* Grundzüge der Entwickl. der Thiere фиг. 20 и 44. На послѣдней фигурѣ полость въ мускульныхъ пластинкахъ является очень ясно).

по *Келликеру*, *Бальфору* и *Фостеру* и др., первичные сегменты (или первичные позвонки, какъ ихъ называютъ) представляютъ сначала плотныя тѣла: впоследствии, по наблюдениямъ *Келликера*, внутри первичныхъ позвонковъ появляется полость, которая, какъ замѣчаетъ *Келликеръ*, можетъ быть соотвѣтствуетъ полости лежащей между боковыми пластинками<sup>(1)</sup> После образованія полости нижняя стѣнка первично сегментнаго пузыря утолщается внутри полости и наполняетъ послѣднюю со всѣмъ. Разрастающаяся нижняя стѣнка образуетъ часть, аналогичную скелетородному слою стерляди,—собственно первичные позвонки *Келликера*, верхняя же стѣнка первоначальнаго первично-сегментнаго пузыря превращается въ мускульную пластинку. Такимъ образомъ скелетородный слой у птицъ происходитъ вследствие дифференцированія первичныхъ сегментовъ въ внешнюю и внутреннюю части, изъ которыхъ первая служитъ началомъ мускульныхъ пластинокъ, вторая—первичныхъ позвонковъ или скелетороднаго слоя. У поперечнооротныхъ рыбъ<sup>(2)</sup> такого раздѣленія не существуетъ, такъ какъ у нихъ скелетородный слой (*vertebral rudiment Balfour*) образуется черезъ отдѣленіе известнаго количества клетокъ на внутренней поверхности первичныхъ сегментовъ, т. е. такимъ же точно образомъ, какъ и у стерлядей.

Особенности въ образованіи скелетороднаго слоя у птицъ и у рыбъ (поперечнооротныхъ и ганойдъ) нисколько однако не нарушаютъ общей аналогіи этого процесса у всѣхъ классовъ позвоночныхъ животныхъ. Они не касаются сущности самаго процесса; у всѣхъ позвоночныхъ скелет-

---

<sup>(1)</sup> Kölliker Entwick. des Menschen etc. стр. 244 и 245.

<sup>(2)</sup> *Balfour* Development of Elasmobranch Fishes (Journ. of Anat. and Phys. Vol. XI стр. 138 и Pl. VI фиг. 10.



родный слой и мускульные пластинки образуются изъ первичныхъ сегментовъ, и различія между представителями отдѣльныхъ классовъ въ этомъ отношеніи сводятся на количественныя различія обѣихъ этихъ частей первичныхъ сегментовъ. У поперечноротныхъ рыбъ и ганойдъ преобладающею частью остаются мускульные пластинки, у высшихъ позвоночныхъ—скелетородный слой. Преобладаніе мускульныхъ пластинокъ передъ скелетороднымъ слоемъ у рыбъ и обратное явленіе у птицъ можетъ быть въ свою очередь объяснено сильнымъ развитіемъ у первыхъ боковыхъ туловищныхъ мышцъ (*M. laterales*), которыя цѣликомъ образуются изъ мускульныхъ пластинокъ, и которыя у высшихъ позвоночныхъ сравнительно гораздо менѣ развиты. Разсматривая весь процессъ дифференцированія первичныхъ сегментовъ въ рядѣ позвоночныхъ животныхъ, начиная съ ганойдъ, мы должны принять, что ганойды представляютъ и въ этомъ отношеніи примитивное состояніе; первичные сегменты ихъ не имѣютъ полостей и въ этомъ отношеніи соответствуютъ первоначальному виду первичныхъ сегментовъ поперечноротныхъ рыбъ. Образованіе полостей у послѣднихъ составляетъ шагъ впередъ, который ведетъ къ высшему типу птицъ и проч., а превращеніе большей части первичныхъ сегментовъ въ скелетородный слой составляетъ дѣйствительнѣйшій процессъ усложненія, свойственный уже главнымъ образомъ только представителямъ высшихъ классовъ позвоночныхъ животныхъ.

Скелетородный слой, являющійся у стерлядей сначала въ видѣ тонкаго слоя по бокамъ хорды, въ продолженіи слѣдующихъ стадій развитія разрастается вверхъ и внизъ. Боковыя части его, прилегающія сбоковъ къ хордѣ и спинному мозгу, составляютъ зачатокъ скелета, спинно-мозговыхъ нервовъ и межпозвоночныхъ кровеносныхъ со-

судовъ (arteriae et venae intervertebrales). Всѣ эти органы за исключеніемъ сосудовъ, развиваются только во время пост-эмбриональнаго развитія и будутъ описаны въ 2-й части. Осеваа часть скелетороднаго слоя разрастается подъ хордою и въ ней, во время эмбриональнаго развитія, происходятъ важныя измѣненія: образованіе большихъ кровеносныхъ сосудовъ.

Главные артеріальныя и венозные стволы образуются не сразу. Сначала появляется аорта; она видна на поперечныхъ разрѣзахъ въ довольно раннихъ стадіяхъ развитія зародыша. Къ сожалѣнію, я не имѣлъ случая наблюдать перваго момента ея образованія. Въ стадіи, нарисованной на фиг. 62, она является уже въ видѣ канала, съ овальнымъ поперечнымъ разрѣзомъ, лежащаго подъ хордою. Она отдѣляется отъ хорды подхордальнымъ стволомъ клѣтокъ о которомъ было сказано выше. Стѣнки аорты состоятъ изъ сплюснутыхъ клѣтокъ скелетороднаго слоя; потому не можетъ быть сомнѣнія, что аорта образуется изъ этого слоя. Просвѣтъ аорты въ это время еще довольно узокъ; онъ становится гораздо шире въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 63). Въ это же время начинается уже образованіе венъ. Кардинальныя вены, соединяющіяся, какъ извѣстно, въ задней части тѣла въ общую вертебральную вену, образуются подъ аортою. Фиг. 63 представляетъ поперечный разрѣзъ задней туловищной части зародыша въ то время, когда вены только начинаютъ образоваться.

Выше было уже сказано, что въ осевой части зародыша скелетородный слой непосредственно прилегаетъ къ эктодерму, и что, по мѣрѣ выростанія спинныя вверхъ, боковыя пластинки подвигаются въ осевой части. Въ стадіи, изображенной на фиг. 62, внутренніе концы боковыхъ пластинокъ доходятъ до Вольфовыхъ каналовъ. На фиг. 63 они прохо-

дять подъ Вольфовыми каналами и загибаются нѣсколько кверху. Это движеніе боковыхъ пластинокъ замѣтно въ задней части туловища болѣе, чѣмъ въ передней (сравни фиг. 63 и 63 А, Рb, Ucb). Какъ въ задней, такъ и въ передней части скелетородный слой, прилегающій къ энтодерму, ограничивается сбоковъ боковыми пластинками.

Развитіе венъ начинается тѣмъ, что осевая часть энтодерма, въ видѣ довольно значительнаго выступа, растетъ вверхъ и вдавливаются мало по малу въ массу скелетороднаго слоя. Такая именно первоначальная стадія развитія представлена на фиг. 63 и 63 А. Клітки энтодерма и мезодерма очень легко могутъ быть различаемы другъ отъ друга, благодаря различному богатству ихъ желточными зернышками. Такъ какъ желточные зернышки не окрашиваются ни карминомъ, ни гематоксилиномъ, то всегда на окрашенныхъ препаратахъ клітки энтодерма являются желтоватыми, клітки мезодерма—лиловыми. Вокругъ выдающагося выступа энтодерма располагаются клітки мезодерма, которыя уже въ этой стадіи развитія образуютъ нѣчто вродѣ желобка, опрокинутого вверхъ и переполненнаго энтодермальными клітками (фиг. 63 Ue). Энтодермальный выступъ происходитъ вслѣдствіе энергичнаго размноженія клітокъ осевой части энтодерма. Тѣ изъ этихъ клітокъ, которыя лежатъ ближе къ стѣнкѣ пищеварительнаго канала (энтодерму), сплочены довольно тѣсно; на верхушкѣ выступа онѣ очевидно начинаютъ разъединяться, принимаютъ шарообразную форму, вообще имѣютъ видъ совершенно сходный съ кровяными шариками. Протоплазма ихъ набита желточными зернышками; онѣ снабжены ядромъ, которое становится очень явственнымъ отъ гематоксилина. Эти клітки и превращаются впоследствии въ кровяныя шарини. Превращеніе идетъ отъ основанія выступа къ верхушкѣ,

такъ что на верхушкѣ (фиг. 63 А) желобокъ мезодермы не плотно прилегаетъ къ энтодермальному выступу. Между первымъ и послѣднимъ остается полость, въ которой свободно могутъ двигаться разъединившіяся энтодермальные клѣтки, превратившіяся въ кровяныя шарики. Мезодермальный желобокъ въ послѣдствіи превращается въ стѣнку вѣны. Въ такомъ видѣ, въ какомъ онъ представленъ на фиг. 63 А, онъ можетъ уже функционировать какъ сосудъ, не смотря на то, что онъ еще не превратился въ трубку. Полость его, обращенная къ энтодерму, совершенно закрыта энтодермальнымъ выступомъ. Для болѣе плотнаго запиранія ее снизу, энтодермъ, подходя къ боковымъ пластинкамъ расширяется и плотно прилегаетъ къ боковымъ пластинкамъ (фиг. 63 А). Съ помощью такого приспособленія образующаяся, но еще не замкнутая вена представляетъ уже въ этой стадіи развитія трубку, одна стѣнка которой состоитъ изъ энтодермы, остальные—изъ мезодермы. Кровяныя шарики, по мѣрѣ ихъ образованія, подвигаются сзади на передъ къ серицу; въ замѣнъ ихъ образуются на днѣ энтодермальнаго выступа новые, до тѣхъ поръ пока не потратится весь матеріалъ, служащій для ихъ образованія. Рядомъ съ потребленіемъ этого матеріала, края мезодермальнаго желобка мало по малу сближаются до тѣхъ поръ, пока изъ желобка не образуется трубка, составляющая венозный сосудъ. Весь процессъ образованія вены оканчивается къ концу эмбриональнаго развитія. Къ этому же времени образуются и интервертебральные артеріи и вены. Топографическое распределеніе ихъ будетъ описано во второй части.

*Гітте*, разсматривая вопросъ объ образованіи кровеносныхъ сосудовъ, приходитъ къ совершенно справедливому заключенію, что разногласіе относительно способа развитія сосудовъ у различныхъ животныхъ обусловливается боль-

шимъ разнообразіемъ въ самомъ развитіи этихъ органовъ. Онъ различаетъ по способу развитія три формы сосудовъ: первичные (главные стволы), вторичные сосуды и желточныя вены. Первые происходятъ въ видѣ промежутковъ интерстиціальной ткани, ограниченныхъ клѣтками этой ткани и наполненныхъ жидкимъ содержимымъ; клѣтки, ограничивающія эти промежутки, превращаются въ стѣнки сосудовъ. Вторичные сосуды (къ которымъ относятся волосные сосуды) происходятъ вслѣдствіе разжиженія и вакуолизаціи центральныхъ частей ряда клѣтокъ, при чемъ стѣнки этихъ сосудовъ образуются изъ периферическихъ частей вакуолизированныхъ клѣтокъ. Желточныя вены происходятъ въ сущности также, какъ большія вены у стерлядей. Сначала периферическія желточныя клѣтки (кѣтки энтодерма стерлядей), дѣлятся и образуютъ кучки клѣтокъ, которыя Гетте называетъ кровяными островками; онѣ служатъ зачатками кровяныхъ шариковъ. Вокругъ каждаго острова, выпячивающагося, какъ энтодермальный выростъ, но направленію къ мезодерму, образуются изъ висцеральнаго листа, мезодерма оболочки, которыя превращаются въ стѣнки желточныхъ венъ. Гетте принимаетъ, что кровяные шарики образуются исключительно изъ желточныхъ клѣтокъ (кровяныхъ островковъ) и впоследствии переносятся желточными венами къ сердцу. Это заключеніе кажется мнѣ не совершенно доказаннымъ относительно *Bombinator*. Что же касается стерляди, то тутъ оно положительно не оправдывается. Кромѣ описаннаго способа образованія кровяныхъ шариковъ изъ энтодерма, мы будемъ имѣть случай познакомиться съ другими способами образованія ихъ въ другихъ органахъ, напр. въ сердцѣ, гдѣ они происходятъ не изъ энтодерма, а изъ мезодерма. Такой же способъ развитія ихъ весьма вѣроятенъ также и для волосныхъ сосудовъ.

Послѣ отдѣленія скелетороднаго слоя, мускульныя пластинки измѣняются. Клѣтки ихъ, которыя имѣли прежде многоугольную форму, теперь удлиняются. Большая часть ихъ и именно тѣ, которыя прилегаютъ къ хордѣ, растутъ въ поперечномъ направленіи, перпендикулярно къ продольной оси зародыша. Клѣтки внѣшняго слоя мускульныхъ пластинокъ растутъ, напротивъ, параллельно продольной оси тѣла зародыша. Какъ тѣ, такъ и другія служатъ для образованія мышечныхъ волоконъ. Удлиненіе клѣтокъ замѣтнѣе уже на фиг. 62. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 63 Мр. 77 и 78) въ мускульныхъ пластинкахъ можно уже ясно различить мускульныя клѣтки. Превращеніе клѣтокъ мускульныхъ пластинокъ въ мускульныя клѣтки связано съ измѣненіемъ ихъ протоплазмы, которое совершается только къ концу развитія. Протоплазма клѣтокъ дифференцируется въ корковый и центральный слои. Первый является сначала въ видѣ чрезвычайно тонкой оболочки на протоплазмѣ, отличающейся отъ послѣдней болѣе сильной преломляемостью свѣта; онъ не окрашивается гематоксилиномъ и состоитъ изъ однороднаго блестящаго вещества. Къ концу развитія въ периферическомъ слое становится замѣтною поперечную полосатость, происходящую вслѣдствіе того, что онъ распадается на чередующіяся темныя и свѣтлыя частички. (фиг. 77 и 78). У совершенно развившагося зародыша периферическій поперечнополосатый слой еще чрезвычайно тонокъ; напротивъ центральный слой значительно преобладаетъ. Во время пост-эмбриональнаго развитія это отношеніе слоевъ измѣняется въ обратномъ направленіи.

Въ центральномъ слое мышечныхъ клѣтокъ всегда находится по нѣскольку ядеръ (фиг. 77 и 78), присутствіе которыхъ можетъ быть легко констатировано на препаратахъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ. Не смотря на всѣ

мои старанія рѣшить вопросъ, происходятъ ли мускульныя клѣтки изъ одной или изъ многихъ клѣтокъ, я не могъ придти ни къ какому положительному результату. Прежде я полагалъ, что каждая мускульная клѣтка развивается изъ одной клѣтки мышечныхъ пластинокъ. Въ настоящее время, мнѣ этотъ способъ развитія кажется менѣе вѣроятнымъ во 1-хъ потому, что въ мускульныхъ клѣткахъ съ самаго начала ихъ образованія можно различить по нѣскольку ядеръ, во 2-хъ потому, что клѣтки мышечныхъ пластинокъ въ болѣе раннихъ стадіяхъ развитія (напр. въ стадіи, нарисованной на фиг. 62) сливаются другъ съ другомъ. Оба эти обстоятельства дѣлаютъ болѣе вѣроятнымъ многоклѣтное образованіе мышечныхъ волоконъ; съ болѣею достоверностью такое многоклѣтное образованіе можетъ быть доказано въ мышцахъ головы, которыя развиваются во время пост-эмбриональнаго развитія.

*Боковые пластинки* состоятъ во время замыканія нервной бороздки изъ двухъ слоевъ клѣтокъ и соединяются съ первичными сегментами при помощи двухъ полосокъ клѣтокъ, лежащихъ подъ Вольфовыми каналами. Этѣ полоски мы назвали выше промежуточнымъ слоемъ и видѣли, что въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія онѣ исчезаютъ. Вѣроятно промежуточный слой сливается въ послѣдствіи съ скелетороднымъ слоемъ и превращается въ часть послѣдняго. Послѣ исчезанія промежуточнаго слоя, боковыя пластинки обособляются отъ первичныхъ сегментовъ и развиваются какъ совершенно отдѣльныя части мезодермы. Въ это время между обоими слоями боковыхъ пластинокъ образуется полость, которая составляетъ *полость тѣла*. При этомъ верхній слой получаетъ значеніе *париетальнаго* или кожноволокнистаго слоя, нижній—*висцеральнаго* или кишечноволокнистаго слоя. Висцеральный и париетальный листы соединены другъ съ

другомъ на внутреннемъ краѣ боковыхъ пластинокъ. Первый, какъ мы видѣли выше, съ теченіемъ времени растетъ по направленію къ осевой части мезодерма, подходит къ мускульнымъ пластинкамъ, а въ задней части зародыша забается подъ Вольфовыми каналами.

Впродолженіи всего эмбриональнаго періода боковые пластинки растутъ со спинной стороны на брюшную, только послѣ вылупленія зародыша сходятся на брюшной сторонѣ вмѣстѣ. Полость тѣла, заключенная между висцеральнымъ и паріетальнымъ слоями, имѣетъ различные размѣры въ туловищной и въ хвостовой части зародыша. Въ туловищѣ она является (на поперечныхъ разрѣзахъ) въ видѣ едва замѣтной щели; въ хвостовой части она значительно больше. Это происходитъ оттого, что въ туловищной части сдавливается снизу массою энтодерма — кишечножелѣзистый зачатокъ. Тамъ, гдѣ этого давленія нѣтъ, т. е. въ хвостовой части зародыша, гдѣ энтодерма является въ видѣ тонкой, полость тѣла имѣетъ гораздо большіе размѣры.

#### ВОЛЬФОВЫ КАНАЛЫ.

Мы оставили зачатки Вольфовыхъ каналовъ въ видѣ двухъ плотныхъ спуровъ, идущихъ въ продольномъ направленіи между первичными сегментами и боковыми пластинками. (фиг. 47 Wg). Зачатки Вольфовыхъ каналовъ растутъ назадъ, а передній конецъ ихъ загибается надъ переднимъ первичнымъ сегментомъ. Ростъ Вольфовыхъ каналовъ назадъ идетъ сначала почти параллельно съ раздѣленіемъ пластинки первичныхъ сегментовъ на отдѣльные первичные сегменты, впоследствии же Вольфовы каналы растутъ быстрое, и въ стадіи, изображенной на фиг. 54 и 55, они уже сходятся другъ съ другомъ позади Русковіева отверстія и



это время еще далеко не вся масса пластинокъ первичныхъ сегментовъ раздѣлена; задняя часть ихъ еще цѣльная. Во время роста Вольфовыхъ каналовъ назадъ, передній конецъ ихъ удлиняется и изгибается въ петлю, которая растеть по мѣрѣ развитія зародыша. Начало этого изгиба замѣтно очень рано: еще до образованія головной пластинки, какъ это видно на фиг. 54. Въ то время передняя часть Вольфовыхъ каналовъ имѣетъ горизонтальное положеніе. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 55) она изгибается уже въ видѣ крючка. Въ этой послѣдней стадіи въ толщѣ Вольфовыхъ каналовъ становится замѣтнымъ узкій просвѣтъ, происходящій вслѣдствіе того, что зачатки ихъ становятся полыми. Полость ихъ доходитъ до передняго загнутаго конца, который въ это время является еще слѣпымъ. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 56 Wg) уже снаружи можно замѣтить, что передній конецъ Вольфовыхъ каналовъ отърывается въ полость тѣла. Сначала закругленный, конецъ ихъ становится срѣзаннымъ, а стѣнки ихъ непосредственно переходятъ въ стѣнки полости тѣла. Всѣ дальнѣйшія измѣненія Вольфовыхъ каналовъ во время эмбриональнаго развитія не представляютъ особенной важности.

Вольфовы каналы, соединяющіеся другъ съ другомъ позади Русконіеваго отверстія, сохраняютъ и въ послѣдующихъ стадіяхъ развитія то же самое отношеніе къ задней части пищеварительнаго канала, какъ и сначала. Когда образуется хвостъ, и когда въ хвостъ входитъ первичная пищеварительная полость, то Вольфовы каналы также продолжаютъ за него, и мѣсто ихъ соединенія остается по прежнему позади соединительнаго канала нервной и пищеварительной трубокъ. Когда задняя часть пищеварительнаго канала открывается наружу заднепроходнымъ отверстіемъ, соединенные Вольфовы каналы также получаютъ наружное

выводящее отверстие. Это отверстие лежит какъ разъ позади заднепроходнаго и слѣдовательно сохраняетъ къ послѣднему то же отношеніе, какъ въ предыдущихъ стадіяхъ жизни конецъ Вольфовыхъ каналовъ къ Русковіеву отверстию.

Гистологическія измѣненія Вольфовыхъ каналовъ чрезвычайно просты. Въ той стадіи развитія, когда эти каналы являются въ видѣ плотныхъ спуровъ, на поперечныхъ разрѣзахъ ихъ можно замѣтить, что у нихъ центральныя кѣлки меньше и плосче периферическихъ (фиг. 47 Wg. B. нижней части спуровъ кѣлки становятся уже удлиненными и принимаютъ цилиндрическую форму. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 48) всѣ уже кѣлки цилиндрическія. Внутри плотнаго зачатка появляется овальная полость. Мы не удались рѣшить вопроса: происходитъ ли эта полость черезъ разрушеніе центральныхъ кѣлокъ, или черезъ перемѣщеніе всѣхъ кѣлокъ зачатка? Я склоняюсь болѣе къ второму, такъ какъ на разрѣзахъ мы не приходилось видѣть внутри Вольфовыхъ каналовъ ничего, что бы могло указывать на разрушеніе центральныхъ кѣлокъ ихъ зачатка.

NOTICE: This notice is not intended to be relied upon in lieu of a patent or as a basis for any claim in infringement of a patent owned by the U.S. Government or others.

Выше было уже сказано, что, во время образования того же углубления, мезодерма головы распадается на три части, отделившись другъ отъ друга углублениями экзодермы переднюю, среднюю и боковую. Первая составляет зачатокъ перикардіальнаго мышца и сердца и будетъ рассмотрѣна особенно; остальные двѣ части составляютъ зачатки скелета, нервовъ, сосудовъ и мышцъ головы. Изъ средней части мезодермы образуется собственно черепная коробка, челюсти, нервы и сосуды, принадлежащіе къ черепу. Боковыя

части идутъ на образованіе жаберныхъ дугъ съ мышцами и сосудами, принадлежащими къ нимъ. Среднюю часть головного мезодерма мы можемъ назвать головными, боковые части—глочными пластинками.

Во время зародышевой жизни стерляди голова развивается очень слабо. У вылупившейся рыбки она имѣетъ форму маленькаго бугорка. Соответственно такому слабому развитію головы, органы, происходящіе изъ мезодерма головы, развиваются также слабо. Черепъ, также какъ и позвоночникъ, начинаетъ образоваться только послѣ вылупленія стерляди изъ яйца и является не вполне развитымъ даже на третьемъ мѣсяцѣ пост-эмбриональной жизни. Въ періодъ эмбриональнаго развитія головные и глочные пластинки состоятъ изъ рыхлой ткани, совершенно подобной скелетородному слою, и не представляютъ еще никакихъ слѣдовъ дальнѣйшаго дифференцированія. Поэтому намъ предстоитъ теперь рассмотреть только топографическое положеніе головныхъ пластинокъ и особенныя провизорныя образованія, полости, появляющіяся въ головныхъ пластинкахъ во время эмбриональнаго періода развитія, которыя мы можемъ назвать головными полостями.

Головные и глочные пластинки составляютъ непосредственное продолженіе пластинокъ первичныхъ позвонковъ. Онѣ состоятъ, какъ и послѣднія, сначала изъ довольно плотной ткани мезодерма, которая къ концу эмбриональнаго періода превращается въ рыхлую ткань вслѣдствіе того, что между клѣтками образуется большое количество межклеточнаго вещества, а самыя клѣтки принимаютъ звѣздчатую форму. Несмотря на аналогію въ образованіи головной и туловищной части мезодерма (головныхъ—глочныхъ пластинокъ и первичныхъ сегментовъ), развитіе этихъ частей идетъ неравномѣрно. Въ то время, когда первичные сег-

менты распадаются уже на скелетородный слой и мускульныя пластинки, въ головной части мезодерма является недифференцированная на отдѣльныя зачатки органовъ тѣла. Головныя пластинки (Krrl фиг. 69, 72 и 73) въ задней части головы окружаютъ со всѣхъ сторонъ хорду и, утолщаясь сбоковъ ея, совершенно выполняютъ собою все пространство между экзодермомъ и энтодермомъ головы. Онѣ сопровождаютъ хорду на всемъ протяженіи ея въ головѣ и облегаютъ головной мозгъ снизу и сбоковъ. Верхняя часть головного мозга остается совершенно не покрытой мезодермомъ, за исключеніемъ только задней части продолговатаго мозга, надъ которой головныя пластинки сходятся подобно тому, какъ надъ спиннымъ мозгомъ сходятся половины скелетороднаго слоя. Подходя къ переднему концу хорды, нижняя часть головныхъ пластинокъ, спайка головныхъ пластинокъ, какъ ее можно назвать, поднимается въ видѣ поперечной пластинки вверхъ между заднимъ и среднимъ головными пузырями и образуетъ первый зачатокъ сѣдлообразнаго отростка черепа (Sattellehne), который въ видѣ хрящеваго отростка остается на всю жизнь. Передняя часть головныхъ пластинокъ, лежащая передъ хордою, въ сущности чрезвычайно похожа на заднюю и состоитъ, какъ и послѣдняя, изъ осевой, тонкой, и двухъ боковыхъ, утолщенныхъ частей. Первая расположена подъ мозгомъ, другія съ обѣихъ сторонъ мозга. Боковыя части не переходятъ на спинную сторону головы, такъ что передніе головные пузыри также, какъ и задній сверху остаются непокрытыми.

На основаніи присутствія хорды въ задней части головныхъ пластинокъ и отсутствія ея въ передней, головныя пластинки легко могутъ быть раздѣлены на двѣ части, отдѣленные другъ отъ друга вышеупомянутымъ поперечнымъ (сѣдлообразнымъ) выростомъ. Удерживая весьма удачныя наз-

анія Гегенбаура, предложенныя имъ для обозначенія части черепа поперечноротыхъ рыбъ, мы можемъ переднюю часть назвать *превертебральной*, заднюю *вертебральной* частью головныхъ пластинокъ. Изъ первой развивается *превертебральная* (передняя), изъ второй—*вертебральная* часть черепа—двѣ части, которыя какъ я замѣтилъ уже въ моемъ предварительномъ сообщеніи <sup>(1)</sup> имѣютъ различное морфологическое значеніе.

Въ передней части головныхъ пластинокъ, въ довольно ранній періодъ эмбриональнаго развитія, появляются полости, ограниченныя нѣскольکو сплюснутыми клѣтками мезодерма. Этѣ полости я назвалъ выше головными, удерживая при этомъ названіе предложенное Бальфоромъ для подобныхъ полостей поперечноротыхъ рыбъ. У стерладей я могъ наблюдать такихъ полостей только двѣ пары; обѣ онѣ появляются очень рано, еще въ тотъ періодъ, когда глаза находятся въ состояніи первичныхъ глазныхъ пузырей <sup>(2)</sup>. Въ то время онѣ имѣютъ незначительную величину; впоследствии же вырастаютъ и достигаютъ максимумъ своего развитія къ концу эмбриональнаго періода. Фиг. 85 представляетъ этѣ полости (Kh' и Kh'') въ горизонтальномъ, фиг. 68, 82, 83 и 84 (Kph, Khl) въ продольномъ разрѣзѣ. Обѣ полости лежатъ тотчасъ же позади глазныхъ пузырей, имѣютъ приблизительно овальную форму и растутъ назадъ. Передняя полость больше задней и направляется заднимъ своимъ концомъ нѣсколько вверху; она доходитъ до боковаго края продолговатаго мозга и даетъ отъ себя маленькій отростокъ

---

<sup>(1)</sup> Прилож. къ 100 прот. Казанск. Общества Естественныхъ Испытателей

<sup>(2)</sup> На разрѣзѣ фиг. 69, который представляетъ эту именно стадію развитія головныхъ полостей, не видно, такъ какъ разрѣзъ прошелъ передъ ними. У меня находится препаратъ изъ той же стадіи развитія, гдѣ этѣ полости видны уже отлично.

вверхъ. Задняя, гораздо меньшая, чѣмъ первая, имѣетъ горизонтальное положеніе.

*Бальфордъ* <sup>(1)</sup> считаетъ открытыя имъ головныя полости поперечноротыхъ рыбъ гомологами полости тѣла (или полостями первичныхъ позвонковъ) и придаетъ имъ очень важное морфологическое значеніе. По его изслѣдованіямъ въ головѣ поперечноротыхъ находится 8 паръ головныхъ полостей, которыя соответствуютъ такому же количеству черепныхъ сегментовъ. Каждый черепной сегментъ характеризуется присутствіемъ отдельной пары головныхъ полостей. Если этотъ взглядъ Бальфорта окажется вѣрнымъ для поперечноротыхъ рыбъ,—хотя на рисункахъ Бальфорта показаны только 3 пары полостей,—то онъ не можетъ быть примѣнимъ къ стерлядямъ. Не говоря уже о томъ, что у стерлядей головныя полости являются, въ количествѣ двухъ паръ, только въ передней части головы, т. е. именно въ той части, которая, какъ увидимъ послѣ, не имѣетъ значенія черепнаго сегмента, нѣтъ никакого повода считать эти полости за гомологи полости тѣла, такъ какъ въ первичныхъ сегментахъ туловища у стерляди полостей не образуется. Определить значеніе головныхъ полостей въ настоящее время чрезвычайно трудно, такъ какъ онѣ до сихъ поръ извѣстны только у поперечноротыхъ рыбъ и у стерляди. По всей вѣроятности, у другихъ позвоночныхъ животныхъ встрѣтятся при болѣе подробномъ изслѣдованіи различныя видоизмѣненія этихъ интересныхъ провизорныхъ органовъ, и тогда, конечно, мы будемъ имѣть извѣстныя фактическія основанія для общихъ выводовъ относительно ихъ морфологическаго значенія.

Измѣненія глоточныхъ пластинокъ, образующихъ жаберныя дуги, было уже описано выше, при

(1) Journ. of. Anat. and Phys. T. XI стр. 472—482.

исаніи видимыхъ снаружи измѣненій зародыша. Здѣсь я мѣчу только, что образованіе жаберныхъ дугъ происходитъ вслѣдствіе вросанія въ массу ихъ складокъ энтодерма. Гѣ складки, имѣющія сначала направленіе параллельное раю головы (фиг. 56), прорѣзываютъ толщу мезодерма и входятъ весьма скоро до экзодерма. Онѣ раздѣляютъ гло- чиныя пластинки сначала на двѣ, а потомъ на большее количество параллельно лежащихъ частей, которыя и составляютъ зачатокъ будущаго скелета, мышцъ и сосудовъ аберныхъ дугъ. Дальнѣйшее дифференцированіе мезодерма въ жаберныхъ дугахъ происходитъ во время пост-эмбриональ-наго развитія.

#### РАЗВИТІЕ СЕРДЦА.

Перикардіальная полость и сердце развиваются, какъ азано выше, изъ передней части головнаго мезодерма, от- меннаго отъ средней (головныхъ пластинокъ) ротовымъ лубленіемъ. Эта часть мезодерма дѣлается довольно рано юзрачнѣе окружающихъ частей, вслѣдствіе образованія въ ей полости, которая составляетъ перикардіальную олость. Мнѣ не удалось, къ сожаленію, получить по- речные разрѣзы изъ раннихъ стадій развитія перикар- мальной полости, потому самый способъ образованія этой лости мнѣ остался неизвѣстнымъ. Я могъ изслѣдовать ее ько въ то время, когда внутри ея началъ образоваться затокъ сердца. Сердце появляется въ видѣ продольной по- ски, идущей по срединѣ перикардіальной полости; перед- і конецъ этой полоски непосредственно переходитъ въ едную утолщенную стѣнку перикардіальной полости, зад- : раздѣляется виллообразно на двѣ вѣтви, которыя прев- цаются частью въ ductus Cuvieri, частью въ корень жел- ныхъ венъ (venae omphalo-mesentericae). Когда сердце

начинает свои сокращения, оно изгибается и получает форму буквы S.

Фиг. 75 представляет поперечный разрез зародка в области перикардiальной полости в то время, когда начинается образование сердца. Перикардiальная полость, видимо на разрезе (фиг. 75 Pcw), образуется ближе к вентральной части мезодермы и ограничивается извне только одним слоем сплюснутых клеток. Она представляет мѣшочек, лежащий съ одной стороны на клетках мезодермы, съ другой прилегающий непосредственно къ экзодерму. Передняя стѣнка перикардiальной полости, непосредственно прилегающая къ экзодерму, состоит изъ плоскихъ клеток; при переходѣ въ заднюю стѣнку клетки возвышаются и являются въ задней стѣнку въ видѣ большихъ квадратныхъ клеток (фиг. 75 Hzw). Мезодермъ, лежащий подъ перикардiальной полостью, проходитъ только подъ заднею стѣнкою ея и ограничивается въ томъ мѣстѣ, гдѣ задняя стѣнка соединяется съ переднею. Въ осевой или средней части перикардiальной полости мезодермъ весьма сильно утолщается; онъ образуетъ продольное возвышеніе, проходящее по дну перикардiальной полости и приподнимающее стѣнку ея (фиг. 75 Msh).

Это возвышеніе есть первый зачатокъ сердца. Оно состоитъ изъ двухъ частей: наружнаго слоя клеток (фиг. 75 Hzw), составляющаго непосредственное продолженіе задней стѣнки перикардiальной полости, и внутренней ячейстой массы (фиг. 75 Msh), возвышенія субперикардiальнаго мезодерма, выполняющаго вполне всю полость будущей перикардiальной полости. Первая изъ этихъ частей составляетъ зачатокъ мускульной стѣнки сердца, вторая идетъ на образование эндотеліа сердца и кровяныхъ шариковъ. Клетки мускульной стѣнки больше и блѣдныя; онѣ мало окрашиваются гематоксилиномъ. Клетки эндотеліальнаго зачатка, напротивъ, хорошо окрашиваются



мъ веществомъ, имѣютъ мелкозернистую протоплазму и аздо меньше предыдущихъ.

На продольныхъ разрѣзахъ этой стадіи развитія (фиг. 1) можно убѣдиться, что эндотеліальный зачатокъ развивается болѣе всего въ задней части сердца; тамъ онъ утолщенъ, по направленію вверхъ дѣлается все ниже и ниже.

Дальнѣйшее развитіе сердца изъ описаннаго продольнаго возвышенія состоитъ въ постепенномъ сближеніи краевъ убившейся стѣнки перикардіальной полости. Зачатокъ сердца принимаетъ мало по малу цилиндрическую форму и превращается въ концѣ концовъ въ трубку. Въ такомъ видѣ

находимъ его на фиг. 76, которая представляетъ поперечный разрѣзъ зародыша послѣ того, когда начались сощепленія сердца. Сердце въ видѣ трубки (Endgr) плотно прилегаетъ къ задней стѣнкѣ перикардіальной полости, изъ которой оно образуется, и состоитъ изъ двухъ трубокъ, вложенныхъ другъ въ друга. Наружная трубка (фиг. 76 Hzw) представляетъ мышечную стѣнку сердца, внутренняя—эндотеліальную. Между обѣими частями сердца находится довольно обширная полость, въ которой проходятъ отростки клетокъ эндотеліальной трубки, служащіе для соединенія эндотелія съ мускульной стѣнкой. Эндотеліальная трубка, при половой, происходитъ, очевидно, изъ той части мезодермы, которая видѣдряется въ видѣ продольнаго возвышенія стѣнки перикардіальной полости и въ предыдущей стадіи развитія являлась въ видѣ плотнаго тѣла. Я не наблюдаю промежуточныхъ стадій развитія между стадіями фиг. 75 и 76, но, судя по отношенію эндотелія и мезодермальнаго возвышенія къ мускульному слою въ той и другой стадіи, такую весьма вѣроятнымъ, что переходъ эндотеліальнаго зачатка въ эндотеліальную трубку происходитъ вслѣдствіе того, что центральныя клетки зачатка теряютъ связь другъ

съ другомъ и превращаются въ кровавыя шарикъ. По этому дѣиію этого вывода можетъ слѣдовать то, что въ стадіи 76 находится еще группа клѣтокъ зачатка, прилегающая къ задней стѣнкѣ сердца и не успѣвшая превратиться въ кровавыя шарикъ (фиг. 76). Противъ этого мнѣнія возмужаетъ возраженіе, состоящее въ томъ, что переходъ эндотелиальнаго зачатка въ состояніе трубки можетъ совершиться въ ствѣе разрушенія центральныя клѣтокъ. Въ такомъ случаѣ на тѣхъ препаратахъ, на которыхъ образованіе эндотелиальной трубки еще не совсѣмъ окончилось, мы должны бы встрѣтить какіе либо признаки, указывающіе на разрушеніе клѣтокъ. Этого мы, однако, не встрѣчаемъ; остатокъ клѣтокъ эндотелиальнаго зачатка является въ видѣ группы клѣтокъ, совершенно цѣлыхъ, но отличающихся отъ предыдущаго ихъ состоянія тѣмъ, что онѣ принимаютъ шаровидную форму. Это измѣненіе формы можетъ указывать только на уничтоженіе связи между клѣтками, во время разрушенія самихъ клѣтокъ.

Мышечный слой сердца состоитъ изъ большихъ, вѣроятно высокаго клѣтокъ, удлинённыхъ и расположенныхъ перпендикулярно продольной оси сердца. Къ концу эмбриональнаго періода въ мышечныхъ клѣткахъ нѣтъ еще никакой поперечной полосатости: эти клѣтки нѣсколько не похожи на мышечныя, тѣмъ не менѣе мышечный слой функционируетъ какъ мышца. Задолго до вытупленія зародыша сердца сокращается. Сокращенія его сначала медленны и неравномѣрны; они имѣютъ характеръ перистальтическихъ движеній, направляющихся отъ задняго конца сердца къ переднему. Въ первое время, когда сердце начинаетъ сокращаться ритмически оно совершаетъ до 38 бѣевъ въ минуту; въ послѣдствіи это число возрастаетъ до 80.

Дѣйствіе нѣкоторыхъ сердечныхъ ядовъ на эмбриональное сердце (селитры, вератрина и дигиталина) совершенно же, какъ и на готовое сердце, не смотря на то, что въ бріональномъ сердцѣ не существуетъ еще готовыхъ мышцъ, говоря уже о нервахъ. 10% растворъ селитры останавливаетъ по простествіи 2½ минутъ сердце въ систолѣ (¹). Уже самое дѣйствіе имѣетъ и вератринъ (5%); дигиталинъ ганаавливаетъ сердце въ діастолѣ. Замѣчательное исключеніе представляетъ мускаринъ, который не оказываетъ никакого вліянія на сокращенія сердца. При изслѣдованіи ядовъ сердце я имѣлъ въ виду только общія явленія, производимыя ядами на сердцѣ, и не имѣлъ времени, видоизмѣняя ихъ, изслѣдовать эти явленія подробнѣе; я долженъ, однако, прибавить, что стерляжины зародыши представляютъ очень удобный объектъ для подобнаго рода опытовъ, такъ какъ и могутъ быть употреблены въ дѣло безъ всякихъ особенныхъ приготовленій. Яды весьма легко диффундируютъ черезъ оболочку яйца, а дѣйствіе ихъ весьма удобно можно было наблюдать подь микроскопомъ.

Исторія развитія сердца у стерлядей представляетъ много особенностей сравнительно съ другими позвоночными животными. Зачатокъ сердца у нихъ плотный, тогда какъ у другихъ позвоночныхъ животныхъ большинство наблюдателей, исключая *Клейна* (²), принимаютъ полый зачатокъ. Большинство позвоночныхъ животныхъ: поперечнополосатыхъ (*Бальфордъ*), птицъ (*Келликеръ*, *Бальфордъ* и *Фостеръ*, *Херсъръ*) и млекопитающихъ (*Гензенъ*, *Келликеръ*), зачатокъ гъ двойной, у стерлядей онъ одинарный. Это послѣднее

---

(¹) Дѣйствіе селитры на сердце стерляди совершенно тоже, какъ и на сердце куриныхъ зародышей, по наблюденіямъ Вернике (см. Zur Phydes embryon Herzens въ Preyer's Samml. phys. Abhand).

(²) Wiener Sitzungsber. T. 63.

свойство зачатка сердца ставитъ стерлядей ближе къ цикlostомъ, костистыхъ рыбъ и амфибій, которые имѣютъ также одинарный зачатокъ сердца.

Образованіе сердца въ видѣ полога или плотнаго зачатка не представляетъ въ морфологическомъ отношеніи существенной разницы. Оно обуславливается болѣе или меньшею толщиной эндотеліальнаго зачатка, входящаго въ сторону мезодерма въ углубленіе перикардіальнаго мѣстечка, служащее зачаткомъ мускульнаго слоя сердца. Если зачатокъ будетъ состоять только изъ одного слоя эндотелія, онъ будетъ представлять полный зачатокъ эндотелія, и въ этомъ случаѣ весь зачатокъ сердца будетъ полымъ; если эндотеліальный зачатокъ будетъ утолщенъ, то и зачатокъ сердца будетъ плотнымъ. Въ эмбриологій животныхъ, сходныхъ съ другими, можно встрѣтить часто рядомъ зачатки сердца, полые и плотные, разница между которыми состоитъ въ болѣе или меньшую толщину какой нибудь части зачатка. Гораздо существеннѣе отношеніе зачатка сердца къ зародышевымъ листамъ. Большинство наблюдателей считаютъ, что мускульный слой сердца происходитъ изъ стѣнки перикардіальной полости (кишечно-волокнуистаго пространства перикардіальной или плевроперитонеальной полости). Что касается до эндотелія сердца, то хотя относительно происхожденія его существуютъ болѣе разнорѣчивыя дѣла, но въ настоящее время можно принять, что въ общемъ большинство эмбриологовъ согласно съ тѣмъ, что эндотелій развивается изъ мезодерма. Исключеніе въ этомъ отношеніи представляетъ Гётте, который утверждаетъ энтодермальное происхожденіе эндотелія. У стерлядей, какъ мы видѣли, эндотелій образуется изъ мезодерма, и намъ остается только объяснить отношеніе этой части мезодерма къ остальнымъ частямъ его въ головѣ и туловищѣ зародыша.

Та часть мезодерма, въ которой образуется сердце, состоитъ изъ перикардiальной полости и, лежащаго между нею энтодермомъ, слоя мезодерма, который и образуетъ эндотелиальный зачатокъ. Обѣ этѣ части сердечной области мезодерма какъ въ гистологическомъ, такъ и въ морфологическомъ отношеніи различны. Что касается перикардiальной полости, то хотя я не видѣлъ соединенія ея съ полостью бѣла, равно какъ и способа образованія ея, но судя по аналогіи съ развитіемъ другихъ животныхъ, считаю весьма вѣроятнымъ, что она представляетъ гомологъ общей полости бѣла. Весьма возможно, что она и образуется такъ, какъ у амфибій, черезъ срастаніе боковыхъ пластинокъ на передней части брюшной стороны зародыша. Самая ранняя стадія, которую мнѣ пришлось наблюдать, соответствуетъ той стадіи развитія сердца лягушки, которая представляетъ же замкнутую перикардiальную полость (срав. Гетте Entw., vergl. Unke табл. XIII фиг. 225) съ углубляющеюся внутри этой полости брюшною стѣнкою. По гистологическому строенію, стѣнки перикардiальной полости, особенно передняя, совершенно соответствуютъ паріетальному и висцеральному слоямъ боковыхъ пластинокъ. Эндотелиальный зачатокъ, лежащій подъ перикардiальною полостью, загибается по обѣимъ сторонамъ перикардiальной полости вверху къ спинной сторонѣ зародыша и направляется къ глоточнымъ пластинкамъ. По гистологическому своему составу онъ совершенно сходенъ съ глоточными пластинками. Поэтому, я считаю весьма вѣроятнымъ, что эндотелиальный зачатокъ представляетъ продолженіе глоточныхъ пластинокъ. Это заключеніе не находится въ противорѣчіи съ фактами, извѣстными относительно развитія эндотелія у другихъ животныхъ. По наблюденіямъ Гассера<sup>(1)</sup>, который описываетъ наиболѣе раннія ста-

---

<sup>(1)</sup> Gasser Ueber die Entstehung des Herzens bei Vögelembryonen въ Arch. f. micr. Anatomie Bd. XIV.

діи развитія сердца цыпленка, эндотелій появляется въ т. н. называемых входныхъ пластинкахъ, *fovea cardiaca*, и лежитъ между кишечно-волокистой пластинкою перикардіальной полости (изъ которой образуется мускульная стѣнка сердца) и кишечно-желѣзистымъ листомъ. Хотя Гассеръ ничего не говоритъ относительно самаго способа происхожденія эндотеліальнаго зачатка, но на его рисункахъ (фиг. 1, 4 и таб. XXVI) можно легко замѣтить соединеніе эндотеліальнаго зачатка съ спинною стороною мезодерма, совершенно такъ же, какъ и у стерлядей.

Плотный эндотеліальный зачатокъ стерлядей, какъ сказано выше, превращается въ полную трубку, при чемъ весьма вѣроятно, центральныя кѣтки его превращаются въ кровяные шарики. Такое превращеніе также не находитъ противорѣчія въ изслѣдованіяхъ другихъ наблюдателей. Клейнъ<sup>(1)</sup> и потомъ Мельниковъ<sup>(2)</sup> принимаютъ такое превращеніе для зародышей цыпленка.

Бальфордъ<sup>(3)</sup> совершенно справедливо замѣчаетъ, что образованіе двойнаго зачатка у поперечнооротыхъ рыбъ (такъ какъ у птицъ и млекопитающихъ) происходитъ вслѣдствіе того, что сердце у нихъ происходитъ въ то время, когда складки кишечно-волокистаго листа (спланхноплевры) замыкаются еще для образованія глотки. Сердце не можетъ образоваться въ то время иначе, какъ въ видѣ двойнаго зачатка. Наблюденія Гассера приводятъ къ тому же выводу. Образованіе двойнаго зачатка сердца у поперечнооротыхъ рыбъ, птицъ и млекопитающихъ съ одной стороны, и двойнаго у ганондъ, костистыхъ рыбъ и амфибій съ другой пред-

(1) Sitzungsber. der Wiener Akad. T. 63.

(2) Приложение къ протоколу 82 засѣданія Общества Естественныхъ наукъ при Казанскомъ Университетѣ.

(3) Journ. of. Anat. and Phys. T. XI стр. 688.

ставляет очень интересное морфологическое явление. Разница между ганоидами и поперечноротыми рыбами, и сходство первых съ низшими формами позвоночныхъ, а вторыхъ съ высшими указываетъ опять на тоже отношеніе поперечноротныхъ рыбъ къ высшимъ позвоночнымъ животнымъ, а которое указываютъ развитіе мозга, измѣненія первичныхъ сегментовъ и проч. Поперечноротыя рыбы и ганойды, голящія такъ близко другъ къ другу въ системѣ рыбъ, представляютъ въ эмбриологическомъ отношеніи два различныя типа, связанные сходствомъ извѣстныхъ стадій развитія: первые съ высшими, вторые съ низшими позвоночными животными. При разсмотрѣніи дефинитивнаго развитія органовъ мы будемъ имѣть случай познакомиться съ другими фактами, указывающими на ту же связь.

### 3. Энтодермъ и его дериваты.

Послѣ замыканія спинномозговой трубки въ ея средней части и исчезанія желточной трубки, энтодермъ является въ видѣ пузыря съ тонкою спинною, и очень утолщенною брюшною стѣнкою, открывающагося наружу Рускопьевымъ отверстиемъ (фиг. 49 Еп' Еп'', 50 и 51 Еп, Еп'). Спинная стѣнка состоитъ изъ одного только слоя клѣтокъ и ограничиваетъ его полость со спинной стороны; брюшная вдается утръ въ видѣ значительнаго бугра и состоитъ изъ массы клѣтокъ, чрезвычайно богатыхъ желточными зернышками. Въ результатѣ скопленія клѣтокъ на брюшной сторонѣ энтодерма, первичная пищеварительная полость имѣетъ въ полномъ разрѣзѣ полулунную форму (фиг. 49, 50 и 51 Рд). Она простирается подъ эмбриональнымъ зачаткомъ, и ширина ея легко можетъ быть опредѣлена снаружи, такъ какъ ея границы зародышеваго щита или эмбриональнаго

зачатка совершенно соответствуют ея боковым границамъ.

Вмѣстѣ съ раздѣленіемъ эмбриональнаго зачатка на головную, туловищную и хвостовую части, въ первичной пищеварительной полости, слѣдовательно и въ энтодермѣ, также могутъ быть различаемы передній, средней и задній отдѣлы изъ которыхъ каждый даетъ начало особенному отдѣлу пищеварительнаго канала. Изъ передняго отдѣла образуется глоточная часть пищеварительнаго канала, средній отдѣлъ идетъ на образованіе средней части пищеварительнаго канала (желудка и средней кишки), задній отдѣлъ, который въ первое время послѣ замыканія бороздки является въ видѣ короткаго цилиндрическаго канала, открывающагося Рундвиевымъ отверстіемъ, даетъ начало задней кишкѣ. Такъ какъ каждый изъ этихъ отдѣловъ имѣетъ свои особенности въ развитіи, то мы можемъ разсмотрѣть ихъ въ отдѣльности.

Передній отдѣлъ энтодерма—глоточная полость—особляется вмѣстѣ съ обособленіемъ головы. Она раскрывается въ видѣ слѣпаго отростка подъ продолговатымъ мостомъ впередъ на встрѣчу къ образуемому со стороны эктодермы ротовому углубленію (фиг. 81 Schlh). Передній слѣпой конецъ ея, болѣе толстый, чѣмъ остальные ея стѣнки, поднимается къ заднему концу ротового углубленія, охватываетъ его со всѣхъ сторонъ и сливается съ нимъ (фиг. 81). Между этимъ концомъ ротового углубленія и переднимъ глоточнымъ полостью находится въ послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія только утолщенная передняя стѣнка глоточной полости. Въ началѣ постъ-эмбриональнаго развитія она разрывается, и пищеварительная полость открывается наружу посредствомъ рта. Боковыя стѣнки глоточной полости идутъ на образованіе жабернаго аппарата. Еще въ ранній періодъ эмбриональнаго развитія онѣ даютъ въ стороны сначала



ары отростковъ съ чрезвычайно узкою полостью, направляющихся въ стороны и вверхъ къ экзодерму и прорѣзывающіе на пути своемъ мезодермъ. Эти отростки, которые мы можемъ назвать жаберными мѣшками, составляютъ начало будущихъ жаберныхъ щелей (фиг. 83 части энтодерма между I, II, III и IV). Каждый жаберный мѣшокъ, врѣзываясь въ мезодермъ глоточныхъ пластинокъ, отдѣляетъ въ немъ пластинку, которая составляетъ зачатокъ жаберной ги. Къ концу эмбриональнаго развитія жаберные мѣшки срастаются съ соответственными имъ частями экзодерма. Въ мѣстахъ срастанія образуются въ началѣ пост-эмбриональнаго развитія щели,—жаберныя щели. Энтодермъ жаберныхъ мѣшковъ и экзодермъ, лежащій сверху соответственныхъ глоточныхъ дугъ, превращаются въ эпителий жаберныхъ дугъ.

Средній отдѣлъ энтодерма простирается подъ всей туловищной частью зародыша (фиг. 49 Ep' Ep'' 50 и 51) и стоитъ изъ тонкой спинной и толстой брюшной стѣнки. Уже мы видѣли уже, что спинная стѣнка первичной пищеварительной полости даетъ начало въ своей осевой части ряду образованій: сначала субхордальной полоскѣ и послѣдствіи осевому утолщенію, изъ котораго образуются мѣшчатые шарики. Субхордальная полоска образуется вскорѣ послѣ замыканія спинномозговой трубки и является въ видѣ только тонкаго шнура, состоящаго первоначально, какъ мы можемъ убѣдиться на разрѣзахъ, только изъ двухъ рядовъ кѣлокъ (фиг. 61 Snch). Въ такомъ видѣ субхордальная полоска остается въ продолженіи всего эмбриональнаго развитія. Она измѣняется спустя долгое время послѣ вылупленія зародыша изъ яйца. У трехмѣсячныхъ рыбокъ можно видѣть, что она превращается въ *ligamentum longitudo- inferius*. Дальнѣйшее развитіе ея будетъ описано во

2-й части этого сочинения. Утолщеніе энтодерма, служащее для образованія кровяныхъ шариковъ, было уже описано выше при описаніи развитія венъ.

Брюшная стѣнка средняго отдѣла первичной пищеварительной полости претерпѣваетъ во время эмбриональнаго развитія значительныя измѣненія. Вскорѣ послѣ замыканія спинномозговой трубки, кѣтки брюшной части энтодерма теряютъ ядра. При окрашиваніи препаратовъ гематоксиномъ ядра не проявляются. Вместе съ потерей ядеръ, кѣтки теряютъ также свои рѣзкіе контуры. Онѣ сливаются другъ съ другомъ, и это сливаніе идетъ постепенно и ограничивается только центральными кѣтками; на периферіи брюшной части энтодерма можно всегда различать кѣтки съ ясными контурами и снабженныя ядрами. Центральная масса брюшной энтодермы, вѣроятно вследствие разжиженія содержаемаго сливающихся кѣтокъ ея, еще болѣе утолщается и въ концѣ совершенно наполняетъ всю первичную пищеварительную полость. Она достигаетъ спинной стѣнки пищеварительной полости и сливается съ нею. Первичная пищеварительная полость исчезаетъ; и въ такомъ видѣ (т. е. безъ полости) является туловищный отдѣлъ энтодерма у выходящаго зародыша. Продолженіи трехъ недѣль послѣ вылупленія, зародышъ живетъ на счетъ желтка, который всрещенно выполняетъ его прежнюю пищеварительную полость. Въ это время только происходитъ окончательное образованіе стѣнокъ его желудка и средней кишки изъ кѣтокъ, которыя еще въ періодъ эмбриональнаго развитія сохраняются на периферической части первичной пищеварительной полости.

На брюшной части энтодерма передъ Русковіевымъ отверстиемъ находится дополнительный отдѣлъ первичной пищеварительной полости (фиг. 49, 50 и 51 Pd'), который

образуется вслѣдствіе распространенія серпообразнаго углубленія со спинной стороны на брюшную. Эта часть пищеварительной полости не принимает никакого участія въ образованіи пищеварительныхъ органовъ, хотя она остается зародышѣ довольно долго. Во время замыканія Русковѣева отверстія, дополнительная часть пищеварительной полости загибается своимъ слѣпымъ концомъ книзу (фиг. 50 51) Это передвиженіе обусловливается вѣроятно загибаниемъ задняго края Русковѣева отверстія на спинную сторону. Во время образованія хвоста, дополнительная часть пищеварительной полости значительно уменьшается (фиг. 65), въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія я не могъ уже найти ее; вѣроятно она закрывается вслѣдствіе сближенія бѣлковъ центральной части энтодермы.

Задняя часть первичной пищеварительной полости представляетъ короткій цилиндрическій каналъ, идущій сначала параллельно продольной оси яйца и ограниченный со всѣхъ сторонъ утолщеніями эмбриональнаго зачатка (фиг. 49 Ra), краевымъ валикомъ. Назади она открывается Русковѣевымъ отверстіемъ. Краевой валикъ, окружающій Русковѣево отверстие, представляетъ кольцо, состоящее изъ утолщеннаго энтодермы и эктодермы. Мы видѣли выше, что Русковѣево отверстие непосредственно соединяется на спинной сторонѣ съ спинномозговой бороздкой, а краевой валикъ переходитъ въ валики, окружающіе спинномозговую бороздку.

Замыканіе Русковѣеваго отверстія происходитъ послѣ замыканія спинномозговой трубки. Оно начинается тѣмъ, что краевые валики, окружающіе его, сближаются, вслѣдствіе чего задній отдѣлъ пищеварительной полости суживается (фиг. 50 Ra). При этомъ задняя часть краеваго валика, которую мы можемъ назвать нижнею губою перистомы Русковѣеваго отверстія) утолщается и подвигается на спин-

ную сторону. Такъ какъ одновременно съ этимъ первичная часть валика—верхняя губа перистомы—дѣлается тоньше, то весь задній отдѣлъ пищеварительной полости принимаетъ положеніе наклонное къ продольной оси яйца (фиг. 50 B). Ростъ нижней губы на спину оканчивается тѣмъ, что край ея приближается къ спинной поверхности зародыша и наконецъ срастается съ нею (фиг. 51); онъ приростаетъ къ заднему краю спинномозговой трубки, сообщающемуся Рускопьевымъ отверстіемъ.

Съ замыканіемъ Рускопьева отверстія устанавливается непосредственное сообщеніе полости спинномозговой трубки съ первичною пищеварительною полостью. Объ этомъ сообщеніи была уже рѣчь впереди. Здѣсь я только замѣчу, что оно существуетъ довольно долго и прерывается послѣ разованія постоянного anus'a.

Вскорѣ послѣ замыканія Рускопьева отверстія начинается образованіе хвоста. Хвостъ вырастаетъ изъ того мѣста, на которомъ находилось упомянутое отверстіе, и является въ видѣ бугорка, состоящаго изъ продолженія всѣхъ частей туловища. Въ составъ его входятъ хорда, первичные элементы, спинномозговая трубка и задній отдѣлъ пищеварительной полости. Сначала хвостъ является въ видѣ утолщенія задняго края зародышевого щита, лежащаго за Рускопьевымъ отверстіемъ и соответствующаго по своему положенію дополнительной пищеварительной полости (фиг. 64 Pd'). Это утолщеніе происходитъ на счетъ нижней губы Рускопьева отверстія, которая, какъ мы видѣли, передъ замыканіемъ послѣдняго утолщается. Доказательствомъ этому можетъ служить то, что въ то время, когда хвостъ является въ видѣ маленькаго цилиндрическаго бугра, это утолщеніе (лежащее на фиг. 65 подъ дополнительной пищеваритель-

полостью) становится гораздо тоньше; оно сравнивается въ толщинѣ съ наружными стѣнками хвоста.

Во время образованія хвоста задній отдѣлъ пищеварительной полости принимаетъ положеніе совершенно обратное тому, которое онъ имѣлъ во время замыканія Рускоіева отверстія. Тогда онъ былъ направленъ съ брюшной стороны на спинную, теперь же, находясь въ хвостѣ, который загнутъ на брюхо, онъ имѣетъ направленіе обратное прежнему. Это измѣненіе положенія задней кишки можетъ быть также объяснено указаннымъ утолщеніемъ нижней губы наружу для образованія хвоста. Вслѣдствіе этого утолщенія задняя кишка, ограниченная имъ съ брюшной стороны, сначала выпрямляется (т. е. становится параллельною продолжной оси яйца), а потомъ слѣдуетъ тому направленію, въ которомъ растетъ хвостъ, т. е. загибается вмѣстѣ съ послѣднимъ на брюшную сторону. Задняя кишка отдѣляется на всемъ своемъ протяженіи отъ спинномозговой трубки хордою. На концѣ хвоста, за заднимъ концемъ хорды, задняя кишка соединяется съ спинномозговою трубкою посредствомъ канала, огибающаго хорду (фиг. 65 Vbk). Ширина этого соединительнаго канала совершенно таже какъ и соединяемыхъ имъ нервной и пищеварительной трубокъ. У стерлядей не существуетъ такого пузырчатого расширенія этого канала, какое описано *Ковалевскимъ* и *Бальборомъ* у поперечноротыхъ рыбъ. Въ стѣнкахъ соединительнаго канала находится иногда пигментъ, который скопляется въ видѣ зернистыхъ темныхъ комковъ.

Когда хвостъ достигаетъ приблизительно длины  $\frac{1}{4}$  Мм., начинается образованіе апуса. Апусъ появляется не далеко отъ основанія хвоста, и мѣсто его образованія намѣчается еще раньше его появленія въ видѣ маленькаго бугорчатого возвышенія. Въ этомъ мѣстѣ задняя кишка даетъ слѣпой

отростокъ по направленію къ экзодерму. Этотъ отростокъ получаетъ форму короткой воронкообразной трубки и, подымаясь къ экзодерму, срастается съ нимъ. Въ мѣстѣ срастанія происходитъ отверстіе, которое и составляетъ anus<sup>(1)</sup>. Образование этого отверстія, какъ и образование отверстія ротовой полости и многихъ другихъ отверстій, происходитъ вѣроятно вслѣдствіе разрушенія клѣтокъ, существующихъ на мѣстѣ срастанія.

Часть задней кишки, которую можно назвать непарной кишкой и которая соединяется съ первой прямой кишкой, остается еще долго у зародыша. Она не принимаетъ участія въ образованіи пищеварительнаго канала и на всемъ протяженіи, до задняго своего конца атрофируется. Стѣны ее сначала сближаются вмѣстѣ, вслѣдствіе чего просвѣтъ уменьшается, затѣмъ полость въ ней совершенно исчезаетъ и она превращается въ плотный шпуръ, который можетъ быть простѣченъ отъ ануса до соединительнаго канала. Къ концу развитія этотъ шпуръ исчезаетъ, какъ кажется безслѣдно, и такимъ образомъ прерывается въ высшей степени интересное сообщеніе пищеварительной полости съ полостью спинного мозга.

(1) Рисунокъ для поясненія описаннаго процесса будетъ приложенъ ко 2-й части.

## ОБЪЯСНЕНИЕ РИСУНКОВЪ.

- иг. 1. Продольный разръзъ черезъ боковую часть незрълага яичника стерляди. Правая сторона рисунка есть брюшная сторона яичника, лѣвая спинная. *Кс*—зачатковый эпителий; *Вз*—соединительная ткань, которая проникаетъ въ отдѣльныя дольки яичника; *Ов*—яйцевыя кѣтки.
- иг. 2. Поперечный разръзъ черезъ такой же яичникъ. *Кс*, *Вз* и *Ов* какъ на фиг. 1. *Рб*—разръзъ пластинки прикрѣпляющей яичникъ къ перитонеуму. Видно непосредственное продолженіе зачатковаго эпителия и соединительной ткани изъ яичника въ пластинку. *Гfs*—брюшной край яичника, очень богатый сосудами.
- иг. 3. Часть того же поперечнаго разръза, какъ и на фиг. 2 при большемъ увеличеніи (Гартн. сист. 7). Образованіе фолликулъ. *Ове*—углубленіе зачатковаго эпитемія (*Кс*) для образованія фолликулъ. На концѣ одного углубленія лежитъ уже обособленная яйцевая кѣтка. Въ другихъ двухъ углубленіяхъ не видно яйцевыхъ кѣтокъ, такъ какъ онѣ разръзаны вдоль *Ов*—яйцевыя кѣтки на различныхъ стадіяхъ развитія.
4. Фолликулярное углубленіе со многими яйцевыми кѣтками. Вокругъ нѣкоторыхъ изъ послѣднихъ (*Ов*) обособился уже фолликулярный эпителий (наружный слой кѣтокъ) и гравулоза (внутренній слой) Гартн. сист. 8.
5. Яйцевая кѣтка, въ которой начинается дифференцированіе протоплазмы и ядра. *Фер*—фолликулярный эпителий; *Гр*—гра-

нулоза; *Sc* — внутренний околоядерный слой протоплазмы; *Sr* — наружный слой протоплазмы; *N* — ядерный сок (ж); *N'* — ядерное вещество (ядрышко).

Фиг. 6 и 7. Две последующия стадия развития яйца, в которых дифференцирование протоплазмы подвинулось дальше чем на фиг. 5. Значение букв какъ на фиг. 5. *Sr* и *Sc* — части изъ которыхъ развивается дейтолейцитъ. Протолейцитъ располагается въ обоихъ стадіяхъ въ видѣ ободка вокругъ ядра; отъ ободка онъ расходится между отдельными зернышками. Периферическая часть яйца въ обоихъ стадіяхъ распадается на большіе радіальные сегменты.

Фиг. 8. А Зрѣлое яйцо, вышедшее изъ яичника. *Eh* — яйцевая оболочка; *Gr* — гранулоза в фолликулярный эпителий, выходящая изъ яйца. *N* — зародышевый пузырекъ, въ веществѣ котораго растворены ядрышки; *Sr* — протолейцитъ; *Sc* — дейтолейцитъ.

Фиг. 8 В представляет периферическую часть яйца при системѣ Гартнака. *Gr* — фолликулярный эпителий; *Eh* — яйцевая оболочка, состоящая изъ трехъ слоевъ, изъ которыхъ верхніе составляютъ хоріонъ, нижній — желточную оболочку. На поверхности яйцевыхъ оболочекъ видѣнъ слой гранулозы, плотно прилегающій къ яйцу. Онъ обозначенъ на рисункѣ видѣ ряда черточекъ. Подъ яйцевыми оболочками находится пигментный слой, протолейцитъ и далѣе отъ него дейтолейцитъ. Оба слоя связаны между собою зернышками сферической величины.


Фиг. 9 А, В, С Различныя формы микрофильного аппарата.

Фиг. 10. Верхняя часть зрѣлаго яйца — зачатокъ съ зародышевымъ пузырькомъ. Верхняя стѣнка зародышевого пузырька оторвана отъ зачатка и на мѣстѣ разрыва видно, что она состоитъ только изъ уплотненнаго слоя зачатка. Въ правой сторонѣ видно непосредственное соединеніе вещества зачатка съ оболочкою пузырька. *Kb* — зародышевый пузырекъ; *K* — зачатокъ.



- Фиг. 11. Продольный разрез зачатка через часъ послѣ выхода яйца изъ санки. Зародышевого пузырька нѣтъ, а вмѣсто него въ массѣ зачатка появляются островки, состоящіе изъ вещества, походяго на вещество зародышевого пузырька—*N*; *Psch*—пигментный слой зачатка; поверхность зачатка свободна отъ пигмента.
- Фиг. 12. Срѣзанный зачатокъ, видимый сверху, во время оплодотворенія. *Schl*—прозрачное вещество; *Psch*—пигментный слой.
- Фиг. 13. Продольный разрезъ зачатка въ первое время оплодотворенія. На поверхности зачатка находится прозрачное вещество, подъ которымъ лежитъ пигментный слой, проникающій въ видѣ полосы внутрь зачатка. *Pnt*—мужескій пронуклеусъ; *Lc*—островки вещества зародышевого пузырька. Фиг. 13 *A* представляетъ мужескій пронуклеусъ съ прилегающими частями зачатка при сист. 8 Гартмана *Pnt* и *Lc*—какъ на фиг. 13.
- Фиг. 14, 15, 16, 17, 18. Продольные разрезъ черезъ зачатокъ во время образованія перваго сегментаціоннаго ядра. *Schl*—прозрачное вещество, выделяющееся на зачаткѣ во время оплодотворенія; *Sp*—головки сперматозондовъ; *Pgs*—пигментный слой и пигментная полоска; *Pn*—пронуклеи: *Pnt*—мужескій пронуклеусъ; *Pnf*—женскій пронуклеусъ; *Fk*—первое сегментаціонное ядро; *K*—зачатокъ; *Lcf*—островки вещества зародышевого пузырька; *D*—дейтолейдцитъ.
- Фиг. 14, 15, 16 *A* Различныя стадіи образованія перваго сегментаціоннаго ядра (сист 8).
- Фиг. 19. Яйцо сверху при раздѣленіи зачатка на двѣ части. *Fr*—бороздка между сегментными шарами; *Fs*—сегментные шары; *D*—нижняя часть яйца.
- Фиг. 20. Продольный разрезъ черезъ такое же яйцо, какъ на фиг. 19. *Fk*—сегментаціонное ядро; *Fr*—бороздка; *Psch*—пигментный слой зачатка; *K*—вещество зачатка.
- Фиг. 21. Яйцо во время раздѣленія его на три сегмента.
- Фиг. 22. Яйцо съ четырьмя сегментными бороздками.

- Фиг. 23. Зачатокъ раздѣленный на 8 сегментовъ; I, II, III и IV—четыре первые сегмента; I', II', III', IV', V', VI' VII' и VIII'—восемь сегментовъ, образовавшихся отъ раздѣленія первоначальныхъ четырехъ.
- Фиг. 24. Яйцо, зачатокъ котораго раздѣленъ на 8 сегментовъ, а верхняя часть только на два.
- Фиг. 25 и 26. Дальнѣйшія стадіи дѣленія зачатка. Появленіе поперечныхъ бороздокъ.
- Фиг. 27 и 29. Дальнѣйшія стадіи сегментаціи. Раздѣленіе нижней части яйца.
- Фиг. 28. Продольный разрѣзъ черезъ сегментирующійся зачатокъ въ стадіи, нарисованной на фиг. 25. I, II, III и IV—четыре сегментные шары зачатка. *D*—дейтолейцитъ; *K*—ядра, которыя видны въ сегментахъ I, II и III. Въ сегментѣ I ядро делится.
- Фиг. 30. Продольный разрѣзъ черезъ яйцо изъ стадіи фиг. 29. *Ks*—сегментные шары, происшедшіе изъ зачатка; *Ds*—крупнозернистые шары нижней части яйца; *Fh*—сегментаціонная полость, на днѣ которой видны выступы, представляющіе начало вновь образующихся сегментовъ.
- Фиг. 30. *A*—Два сегмента изъ дна сегментаціонной полости, изъ которыхъ одинъ вполне отдѣлился, другой не отдѣленъ снизу. *Gkd*—Крупнозернистая часть сегмента; *Fkk*—мелкозернистая часть его, происшедшая изъ вещества зачатка; *Kn*—ядро; *Knk*—ядрышко. Ядра обоихъ сегментовъ соединены еще тонкою нитью состоящею изъ ядернаго вещества (сист. 8 Гартна).
- Фиг. 30. *B* Сегментная клѣтка изъ свода сегментаціонной полости *Kn*—ядро; *Knk*—ядрышко. (сист. 8 Гартн.).
- Фиг. 31. Продольный разрѣзъ просегментировавшагося яйца. *Ex*—эктодермъ; *En*—энтодермъ; *Fh*—сегментаціонная полость. Разрѣзъ прошелъ черезъ край сегментаціонной полости.
- Фиг. 31. *A* Клѣтка энтодерма при сильночѣмъ увеличеніи (сист. 8) *Kn*—ядро; *Fl*—жировыя капли; *Dfk*—желточныя зернышки.

- Фиг. 34 *B* и *C* Клетки энтодерма при томъ же увеличеніи. Фиг. 34 *B*—Клетки окрашенныя гематоксилиномъ и сохранные въ дамарлактъ; 34 *C*—неокрашенныя и сохранные въ глицеринъ клетки эктодерма. На послѣднихъ видны нитевидныя отростки, служащія для соединенія клетокъ другъ съ другомъ. *Km*—ядро; *Kmk*—ядрышко. Три клетки фиг. 34 *B* представляютъ различныя стадіи дѣленія ядрышка.
- Фиг. 32. Продольный разрѣзъ черезъ тоже яйцо, какъ и на фиг. 34, но прошедшій черезъ средину сегментаціонной полости. *Ex*,  *En* и *Fh*—какъ на фиг. 34.
- Фиг. 33. Нѣсколько болѣе поздняя стадія развитія, чѣмъ фиг. 32. Значеніе буквъ тоже, какъ и на фиг. 32.
- Фиг. 34. Продольный разрѣзъ яйца во время образованія Русконіева отверстія и первичной пищеварительной полости. *Ex*—экзодермъ; *Ra*—разрѣзъ серпообразнаго Русконіева отверстія; *En*—энтодермъ. Фиг. 34 *A* и *B*. Два послѣдовательные разрѣза черезъ Русконіево отверстіе. Значеніе буквъ какъ на фиг. 34.
- Фиг. 35. Продольный разрѣзъ черезъ яйцо въ то время, когда спинная и брюшная части первичной пищеварительной полости одинаковой величины.
- Фиг. 36. Продольный разрѣзъ черезъ первичную пищеварительную полость въ первыхъ стадіяхъ ея развитія (сист. 7 Гартн.).
- Фиг. 37 и 38 Двѣ послѣдовательныя стадіи развитія первичной пищеварительной полости (продольный разрѣзъ). Образованіе мезодерма изъ энтодерма. *Me*—мезодермъ. *Ex*—экзодермъ; *En* и *En'*—энтодермъ; *Pd*—первичная пищеварительная полость.
- Фиг. 39, 40, 41 и 42. Различныя стадіи образованія нервной бороздки, видимыя снаружи. *Dp*—Желточная пробка; *Rf*—дервная бороздка; *Md*—головное расширеніе нервной бороздки; *Kw*—краевой валикъ; *Esh*—зародышевый щитъ; *Wg*—Вольфовы каналы; *Urep*—пластинки первичныхъ сегментовъ; *Sp*—боковыя пластинки.

- Фиг. 43. Поперечный разрез через зародышевый щитъ до образования первой бороздки. *Ex'*—покровный слой экзодерма *Ex'*—основной слой его; *Axc*—осевое утолщение, *Ms*—мезодермъ. *En*—энтодермъ. Фиг. 43 А Средняя часть того же разреза при сильномъ увеличении (сист. 8 Гартн.). *En''*—первое утолщение; *Cha*—утолщение мезодерма для образования хорды; *Ex'*, *En*, *Ms* какъ на фиг. 43.
- Фиг. 44 Поперечный разрезъ через зародышевый щитъ во время образования хорды. *Mid*—первое утолщение экзодерма; *Ex'*—покровный слой, *Ex''*—основной слой экзодерма; *Ch*—хорда; *Sim*—боковые части мезодерма; *En*—энтодермъ. Фиг. 44 А (Средняя часть того же разреза при сильномъ увеличении (сист. 8 Гартн.); значение буквъ какъ на фиг. 44.
- Фиг. 45. Поперечный разрезъ через зародышевый щитъ во время образования спинномозговой бороздки. *Mr*—медуллярная пластинка, *Rf*—спинная бороздка, *Ex'*, *Ex''*, *Sim*, *Ch* и *En*—какъ на фиг. 44. (Гартн. сист. 8).
- Фиг. 46. Поперечный разрезъ через среднюю часть зародышевого щита во время загибания медуллярныхъ пластинокъ для образования спинномозговой трубки. *Wg*—Вольфовы каналы; *Sp*—боковые пластинки; *Syr*—сегментныя пластинки; *Mr* и *Rf*—какъ на фиг. 45, *En*, *Ch*—какъ на фиг. 44. (сист. 8 Гартн.).
- Фиг. 47. Поперечный разрезъ через зародыша съ замкнутой мозговой трубкой. *Mr*—спинномозговая трубка; *Syr* и *Wg*—какъ на фиг. 46; *Ex'*, *Ex''*, *Ch*, *En*—какъ на фиг. 47 (сист. 8 Гартн.).
- Фиг. 48. Поперечный разрезъ через зародыша во время образования полости въ зачаткахъ Вольфовыхъ каналовъ. *Urs*—первичныя сегменты; *Snch*—субхордальный шнуръ, *Wg*, *Ch* и *En*—какъ на предыдущихъ фигурахъ.
- Фиг. 49. 50 и 51. Продольные разрезъ через зародыша во время формирования Русковичева отверстия. *Ex*—экзодермъ. *En'*—спинная часть энтодерма; *En''*—брюшная часть энтодерма; *Ms*—мезодермъ, *Ra*—мезодермъ.

отдѣлъ пищеварительной полости; *Pd*—первичная пищеварительная полость; *Pd'*—дополнительная часть пищеварительной полости.

г. 52, 53, 54 и 55. Слиянная часть зародыша сверху, во время образованія и нарастанія первичныхъ сегментовъ. *Hb'*—переднее мозговое разширеніе; *Hb''*—заднее мозговое разширеніе; *Urspr*—пластинки первичныхъ сегментовъ; *Urs*—первичные сегменты. *Wg*—Вольфовы каналы; *Rm*—спинной мозгъ; *Ra*—Русконіево отверстие. Фиг. 55 *A*—Головная часть зародыша въ стадіи фиг. 55. *Mb*—Ротовое углубленіе; *Ob*—слуховыя пузырьки.

гг. 56 Передняя часть зародыша во время образованія первыхъ жаберныхъ дугъ. *Uw*—первичные сегменты; *Wg*—Вольфовы каналы; *Hb'*—передній, *Hb'''*—задній мозговой пузырь; *Kprl*—головныя пластинки; *Schlpr*—глочныя пластинки; *Stf*—лобный отростокъ; *Ksp*—жаберныя щели; *Kb'*, *Kb''*, *Kb'''*—1-я, 2-я и 3-я жаберныя дуги. Фиг. 56 *A* Задній конецъ зародыша изъ той же стадіи развитія. *Schw*—хвостовое утолщеніе; *Rm*—спинной мозгъ.

гг. 57. Зародышъ во время образованія сердца, со спинной стороны. *Pch*—перикардіальная полость; *Hx*—сердце.

гг. 58 и 59. Двѣ стадіи развитія зародыша со спинной стороны, во время образованія головы. *Kb'*, *Kb''*, *Kb'''*, *Kb''''*—жаберныя дуги; *Ob*—слуховыя пузырьки; *Wg*—Вольфовы каналы; *Amb*—глазные пузырьки; *Hx*—сердце; *Rm*—спинной мозгъ; *Mad*—мандибулярныя отростки; *Hb'*, *Hb''*, *Hb'''*—глазные пузырьки; *Olg*—обонятельныя ямки; *Vom*—желточныя вены.

г. 60. Голова зародыша передъ вылупленіемъ. Значеніе буквъ какъ на предыдущихъ фигурахъ.

г. 61. Поперечный разрѣзъ спины зародыша во время отдѣленія первичныхъ сегментовъ отъ боковыхъ пластинокъ. *Mr*—спинно-мозговая трубка; *Wg*—Вольфовы каналы; *Sp*—боковыя пластинки; *Ch*—хорды; *Snch*—субхордальный шнуръ.

- Фиг. 62. Поперечный разрез спины зародыша перед началом бича сердца. *Pb*—паретальный, *Veb*—висцеральный лист (всех пластинок); *Ao*—аорта; *Mr*—мышечные пластины; *Rm*—спинномозговая трубка; *Sgs*—скелетородные слои; *Ch*—хорда.
- Фиг. 63. Поперечный разрез спины зародыша перед выделением *X*. *Ao*, *Pb*, *Veb*, *Wg*, *Rm*—как на фиг. 62; *Vc*—зачатки вены—утолщение энтодермы, вдающееся в скелетородный слой; *En*—энтодерма; *Schsch*—скелетородный слой. Фиг. 64. *A*—Осевая часть энтодермы, вдающаяся для образования вены внутрь скелетородного слоя (Гартнак сист. 8).
- Фиг. 64. Поперечный разрез через спинномозговую трубку, при начальных изменениях блуждающего и страго вещества мозга. *Gs*—зачаток страго, *Ws*—зачаток блуждающего вещества мозга; *gf*—межвентральный сосуд (Гартн. сист. 8).
- Фиг. 65. Продольный разрез зародыша во время сокращения сердца. *Ch*—хорда; *Rm*—спинной мозг; *En*—пищеварительная полость; *Vbk*—соединительный канал спинного мозга и пищеварительного канала; *Mob*—задний, *Mse*—передний мозговой пузырь; фиг. 65 *A*—продольный разрез хорды при большом увеличении (Гартн. сист. 8).
- Фиг. 66, 67 и 68. Три продольные разреза через голову зародыша перед началом бича сердца. Фиг. 66—разрез через длину, 67 и 68 ближе к краю головы. *Psc*—передний мозг; *Mob*—продолговатый мозг; *Krpl*—головные пластинки; *infundibulum*; *Krh*—головные пластинки; *Ob*—слуховой пузырь.
- Фиг. 69. Поперечный разрез через голову зародыша приблизительно стадия 36. *Krpl*—головные, *Schl*—глоточные пластинки; *Au*—первичные глазные пузыри; *Ech*—утолщения основного слоя верхнего листа; *En*—энтодерма.
- Фиг. 70. Поперечный разрез через часть головы зародыша во время образования вторичных глазных пузырей. *Gh*—мозг; *L*—

линза; *Abr*—передняя, *Prf*—задняя стѣнка вторичнаго глазнаго пузыря.

Фиг. 71. Горизонтальный разрѣзъ черезъ голову зародыша во время образованія линзы. *L*—линза.

Фиг. 72 и 73. Поперечные разрѣзы изъ двухъ послѣдовательныхъ стадій развитія слуховаго органа. *Mob*—продолговатый мозгъ; *Ch*—хорда; *En*—энтодермъ; *Schl**p*—глочничныя пластинки; *Ob*—зачатки органовъ слуха; *Krpl*—головныя пластинки.

Фиг. 74. Продольный разрѣзъ черезъ образующееся сердце зародыша (сист. 7).

Фиг. 75. Поперечный разрѣзъ черезъ такое же сердце. *Bx* и *Bx'*—экзодермъ; *Pch*—перикардіальная полость; *Pcw*—стѣнка перикардіальной полости; *En*—энтодермъ; *Msh*—эндотеліальный зачатокъ сердца; *Hzw*—зачатокъ мускульнаго слоя сердца (углубившаяся стѣнка перикардія) (сист. 7 Гартн.).

Фиг. 76. Поперечный разрѣзъ черезъ сердце въ то время, когда оно замкнулось въ трубку. *Hzw*—зачатокъ мускульной стѣнки сердца. *Endr*—эндотеліальная трубка, происшедшая изъ *Msh* (фиг. 75) *Pcw*—стѣнка перикардія; *Pch*—перикардіальная полость; *Bx* и *Bx'*—экзодермъ. (сист. 7 Гартн.).

Фиг. 77 и 78. Части мускульныхъ пластинокъ изъ фиг. 63 для объясненія образованія мышечныхъ клѣтокъ.

Фиг. 79. Горизонтальный разрѣзъ черезъ спину зародыша при началѣ образованія скелетороднаго слоя. *Sgsch*—скелетородный слой; *Mkr*—мускульныя пластинки; *Ch*—хорда.

Фиг. 80. Горизонтальный разрѣзъ черезъ спину зародыша въ болѣе поздней стадіи развитія, чѣмъ на предыдущей фиг. Значеніе буквъ тоже, какъ на фиг. 79.

Фиг. 81, 82, 83 и 84. Продольные разрѣзы черезъ голову зародыша незадолго до вылупленія его изъ яйца; 81—средній разрѣзъ, 82, 84, и 83—слѣдующіе разрѣзы къ краю головы. *Krpl*—головныя пластинки; *Amn*—оптический нервъ; *Msc*—средній

мозгъ; *Mob*—задній мозгъ; *Inf-infundibulum*; *Skth*—глаз-  
ная полость; *Mbch*—ротовое углубленіе; *Khl*—головная по-  
лость; *Au*—глазъ; I, II, III и IV—глочныя дуги; *L*—лин-  
*Obs*—слуховой пузырь; *Rch*—обонятельная ямка.

Фиг. 85. Горизонтальный разрѣзъ черезъ голову зародыша незадолго  
вылупленія его изъ яйца. *Ch*—хорда; *Gh*—мозгъ; *Khl* и *Skth*—  
головныя полости; I, II, III—зачатки жаберныхъ щелей; *Au*—  
глазной пузырь; *L*—линза.



Конецъ 1-й части.





1000

10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 51. 52. 53. 54. 55. 56. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 64. 65. 66. 67. 68. 69. 70. 71. 72. 73. 74. 75. 76. 77. 78. 79. 80. 81. 82. 83. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 90. 91. 92. 93. 94. 95. 96. 97. 98. 99. 100. 101. 102. 103. 104. 105. 106. 107. 108. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 115. 116. 117. 118. 119. 120. 121. 122. 123. 124. 125. 126. 127. 128. 129. 130. 131. 132. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 140. 141. 142. 143. 144. 145. 146. 147. 148. 149. 150. 151. 152. 153. 154. 155. 156. 157. 158. 159. 160. 161. 162. 163. 164. 165. 166. 167. 168. 169. 170. 171. 172. 173. 174. 175. 176. 177. 178. 179. 180. 181. 182. 183. 184. 185. 186. 187. 188. 189. 190. 191. 192. 193. 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203. 204. 205. 206. 207. 208. 209. 210. 211. 212. 213. 214. 215. 216. 217. 218. 219. 220. 221. 222. 223. 224. 225. 226. 227. 228. 229. 230. 231. 232. 233. 234. 235. 236. 237. 238. 239. 240. 241. 242. 243. 244. 245. 246. 247. 248. 249. 250. 251. 252. 253. 254. 255. 256. 257. 258. 259. 260. 261. 262. 263. 264. 265. 266. 267. 268. 269. 270. 271. 272. 273. 274. 275. 276. 277. 278. 279. 280. 281. 282. 283. 284. 285. 286. 287. 288. 289. 290. 291. 292. 293. 294. 295. 296. 297. 298. 299. 300. 301. 302. 303. 304. 305. 306. 307. 308. 309. 310. 311. 312. 313. 314. 315. 316. 317. 318. 319. 320. 321. 322. 323. 324. 325. 326. 327. 328. 329. 330. 331. 332. 333. 334. 335. 336. 337. 338. 339. 340. 341. 342. 343. 344. 345. 346. 347. 348. 349. 350. 351. 352. 353. 354. 355. 356. 357. 358. 359. 360. 361. 362. 363. 364. 365. 366. 367. 368. 369. 370. 371. 372. 373. 374. 375. 376. 377. 378. 379. 380. 381. 382. 383. 384. 385. 386. 387. 388. 389. 390. 391. 392. 393. 394. 395. 396. 397. 398. 399. 400. 401. 402. 403. 404. 405. 406. 407. 408. 409. 410. 411. 412. 413. 414. 415. 416. 417. 418. 419. 420. 421. 422. 423. 424. 425. 426. 427. 428. 429. 430. 431. 432. 433. 434. 435. 436. 437. 438. 439. 440. 441. 442. 443. 444. 445. 446. 447. 448. 449. 450. 451. 452. 453. 454. 455. 456. 457. 458. 459. 460. 461. 462. 463. 464. 465. 466. 467. 468. 469. 470. 471. 472. 473. 474. 475. 476. 477. 478. 479. 480. 481. 482. 483. 484. 485. 486. 487. 488. 489. 490. 491. 492. 493. 494. 495. 496. 497. 498. 499. 500. 501. 502. 503. 504. 505. 506. 507. 508. 509. 510. 511. 512. 513. 514. 515. 516. 517. 518. 519. 520. 521. 522. 523. 524. 525. 526. 527. 528. 529. 530. 531. 532. 533. 534. 535. 536. 537. 538. 539. 540. 541. 542. 543. 544. 545. 546. 547. 548. 549. 550. 551. 552. 553. 554. 555. 556. 557. 558. 559. 560. 561. 562. 563. 564. 565. 566. 567. 568. 569. 570. 571. 572. 573. 574. 575. 576. 577. 578. 579. 580. 581. 582. 583. 584. 585. 586. 587. 588. 589. 590. 591. 592. 593. 594. 595. 596. 597. 598. 599. 600. 601. 602. 603. 604. 605. 606. 607. 608. 609. 610. 611. 612. 613. 614. 615. 616. 617. 618. 619. 620. 621. 622. 623. 624. 625. 626. 627. 628. 629. 630. 631. 632. 633. 634. 635. 636. 637. 638. 639. 640. 641. 642. 643. 644. 645. 646. 647. 648. 649. 650. 651. 652. 653. 654. 655. 656. 657. 658. 659. 660. 661. 662. 663. 664. 665. 666. 667. 668. 669. 670. 671. 672. 673. 674. 675. 676. 677. 678. 679. 680. 681. 682. 683. 684. 685. 686. 687. 688. 689. 690. 691. 692. 693. 694. 695. 696. 697. 698. 699. 700. 701. 702. 703. 704. 705. 706. 707. 708. 709. 710. 711. 712. 713. 714. 715. 716. 717. 718. 719. 720. 721. 722. 723. 724. 725. 726. 727. 728. 729. 730. 731. 732. 733. 734. 735. 736. 737. 738. 739. 740. 741. 742. 743. 744. 745. 746. 747. 748. 749. 750. 751. 752. 753. 754. 755. 756. 757. 758. 759. 760. 761. 762. 763. 764. 765. 766. 767. 768. 769. 770. 771. 772. 773. 774. 775. 776. 777. 778. 779. 780. 781. 782. 783. 784. 785. 786. 787. 788. 789. 790. 791. 792. 793. 794. 795. 796. 797. 798. 799. 800. 801. 802. 803. 804. 805. 806. 807. 808. 809. 810. 811. 812. 813. 814. 815. 816. 817. 818. 819. 820. 821. 822. 823. 824. 825. 826. 827. 828. 829. 830. 831. 832. 833. 834. 835. 836. 837. 838. 839. 840. 841. 842. 843. 844. 845. 8

*P. J.*

 $\ell_2^*$ 

//

*psch*

*Tab. I*







Pl

D

Schth

Pch

D 1

Pm

Sp

D

Schth

Pis

Pu

V.A

Pis

h

D

D

Pis

Ph

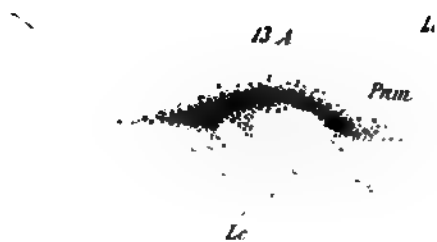
h

P

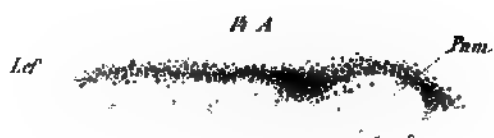
B

D

14



Lc



18



R

D

20

Fr

n. z.

R

D

21







II

II

3  
1  
1

29

Lo

FLs

oh.



h



II

2  
1

1 23.

95

II'

12

III

III

II

27

III 26

65

FlL

lnk

lin

akd



Fig. 1. Cross-section of the body of the insect.

21

22

1  
2  
3

23

24

Fls

25



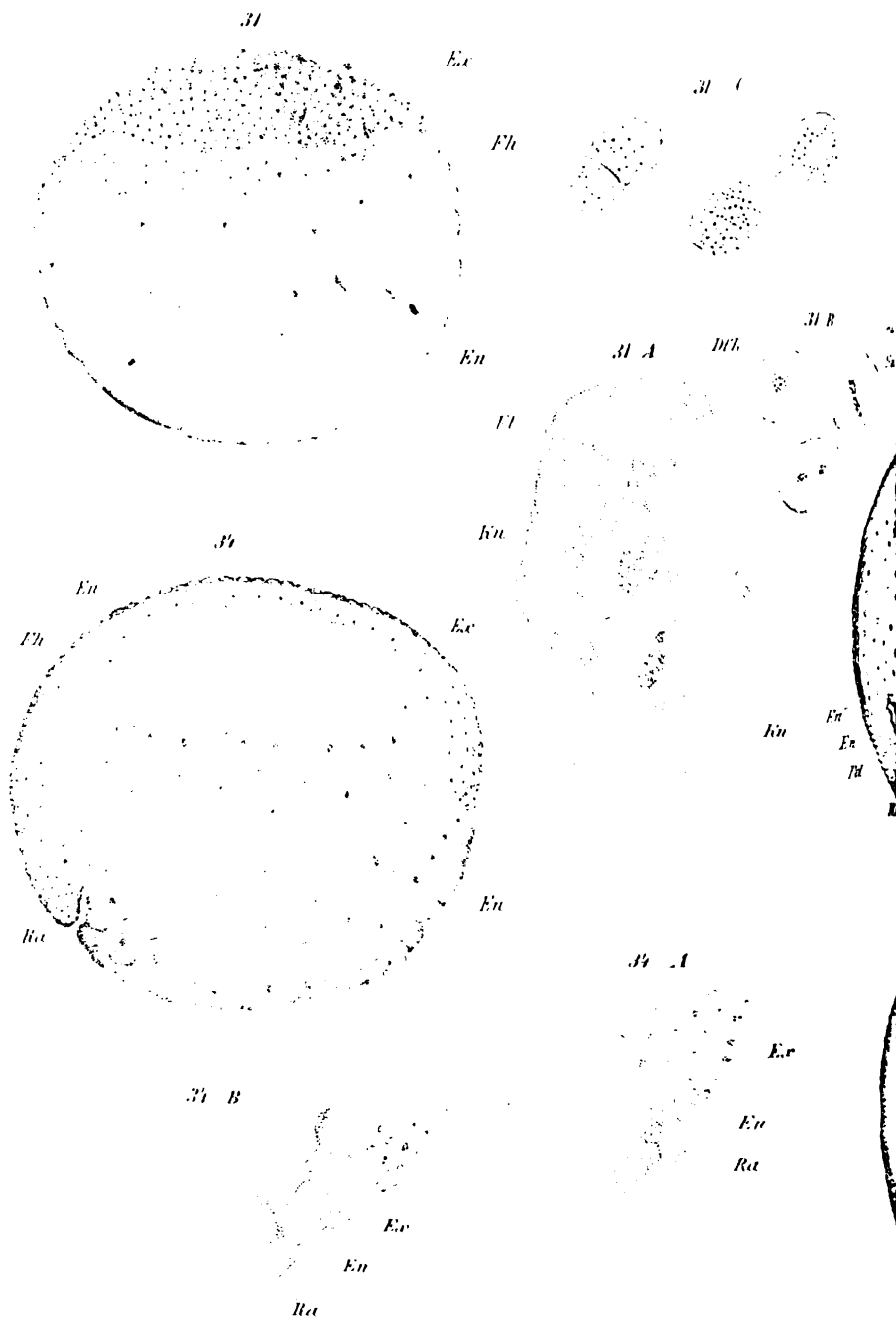
26





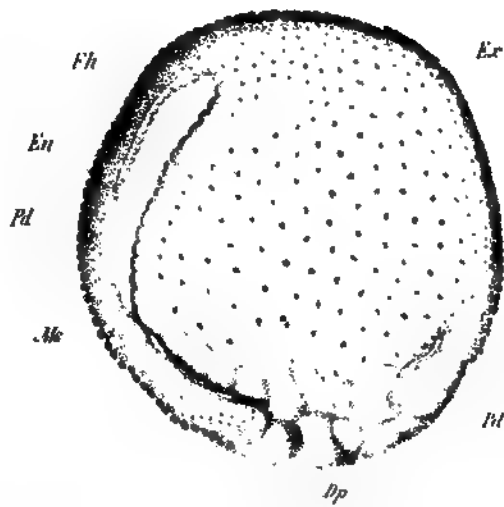
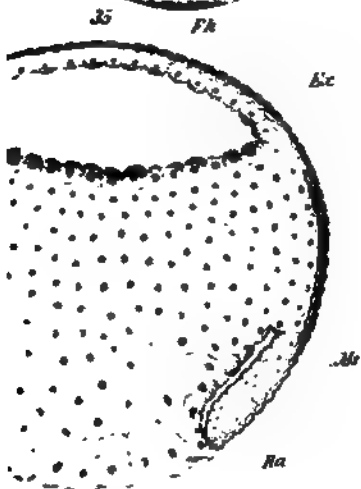
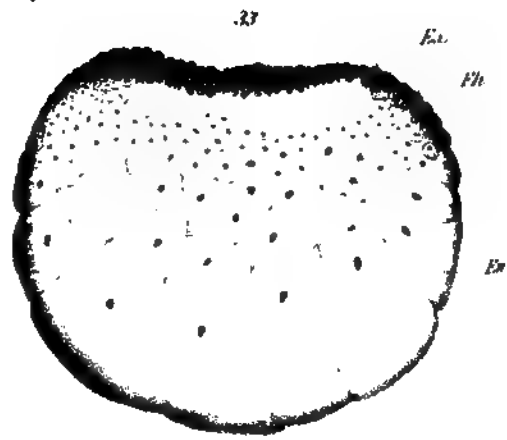
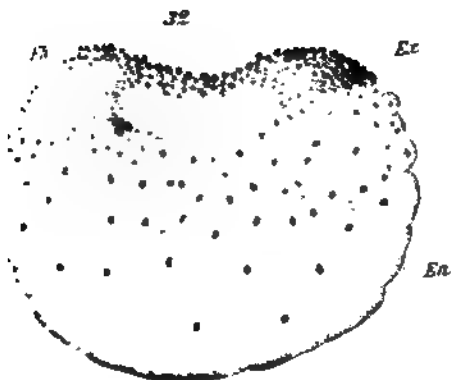








*Taf. IV*



1000x







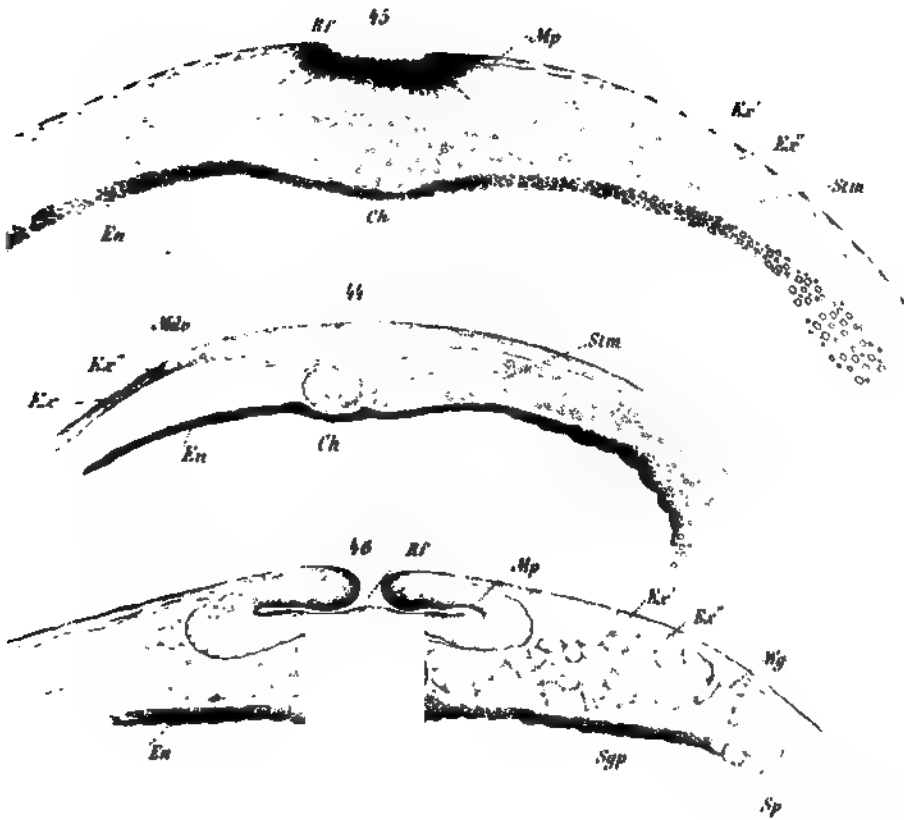
hij

Rf

mp

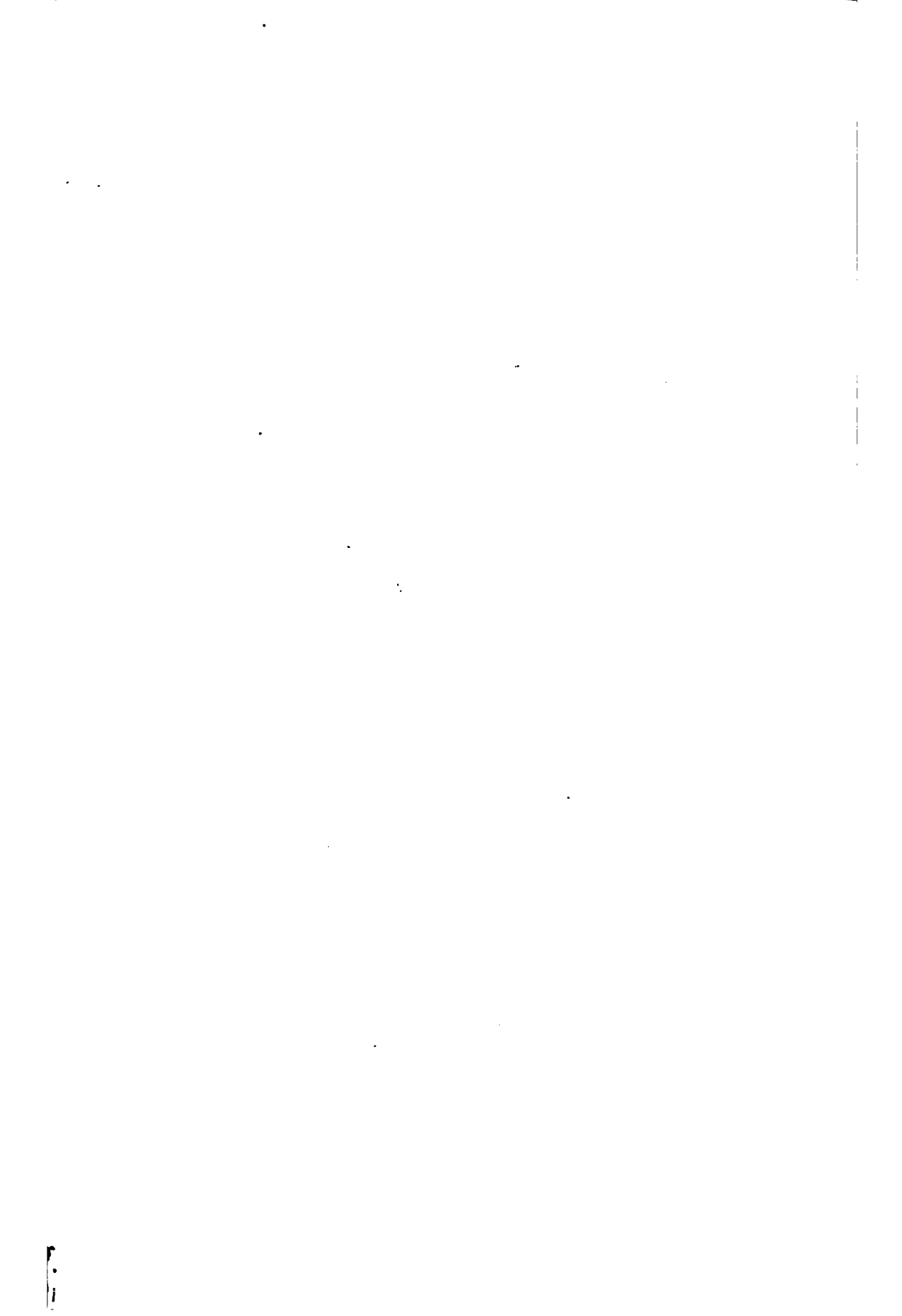
kin

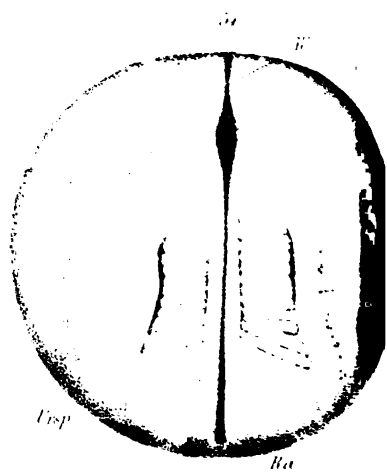
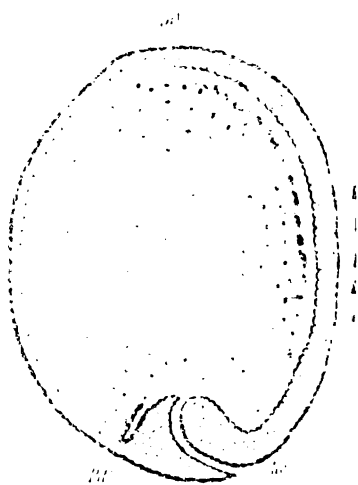
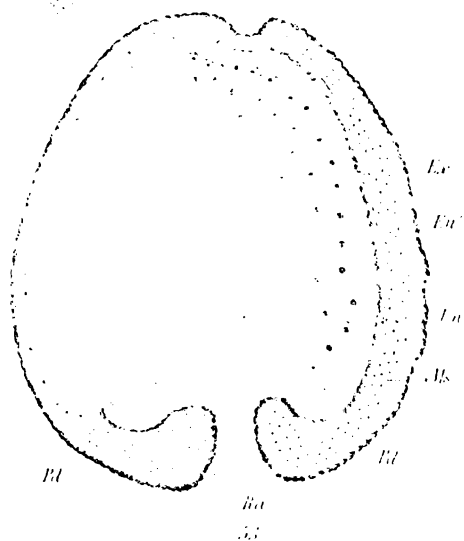
mp



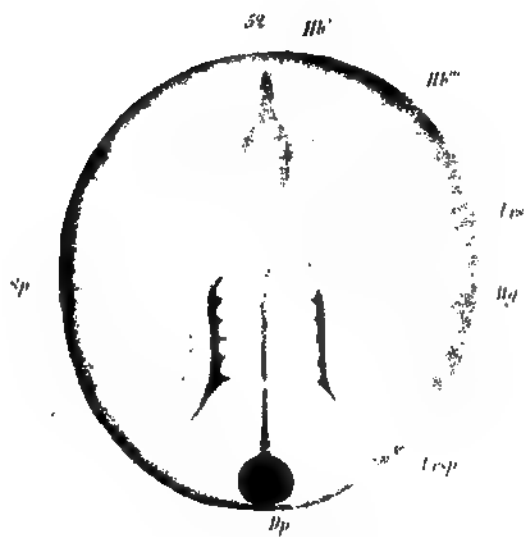
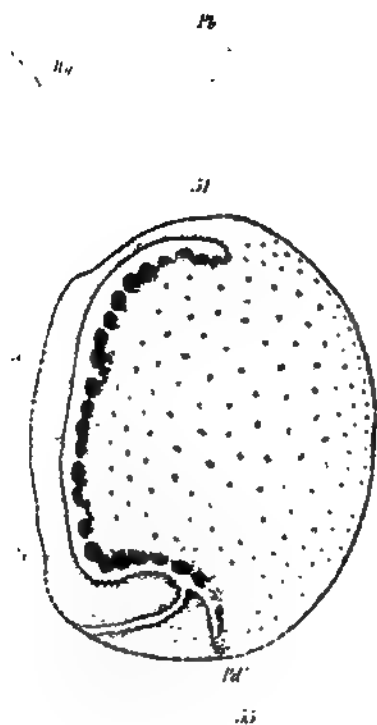
U. ....





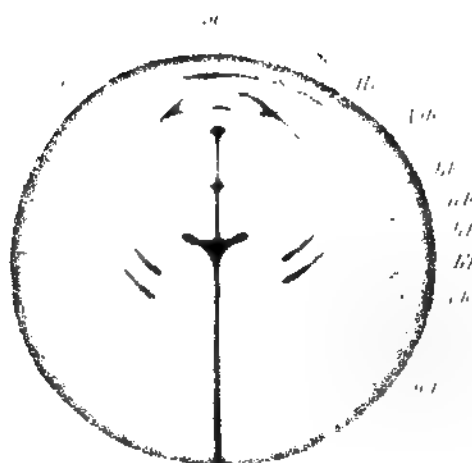










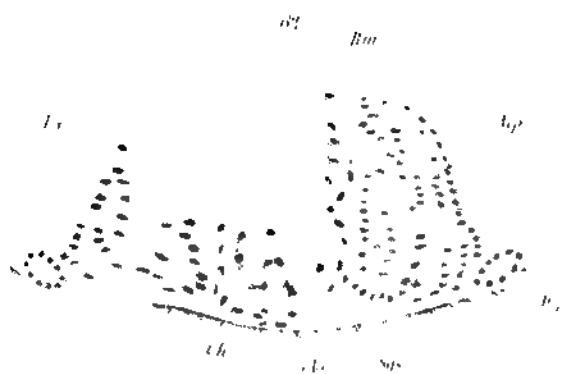


1



1  
2  
3  
4  
5  
6

1  
2  
3  
4  
5  
6



*Tab. VII*

57



*Pch*

*H: Hb'*

*sub*

*Hb''*

*Hb'''*

58

*u.*

*v*

*Kb*

*Kb''*

*Ob*

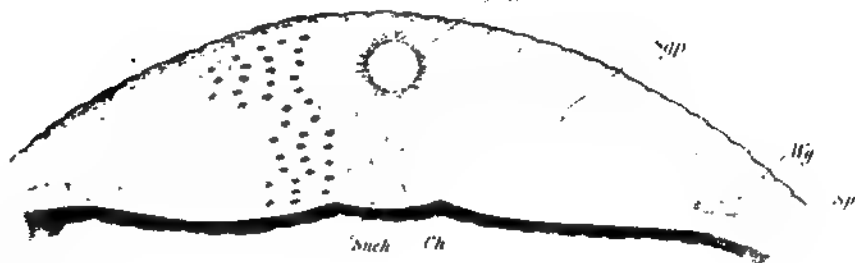
*Rm*

*Gl*

*Hr*

*Sp*

*Hg*



*Such Ch*



*Such*

*Ex*

*Rm*

*Hr*

63 A

*Ac*

*Bh*

*Vr*

64

*Hg*

*Pb*

*Vrb*

*Gl*

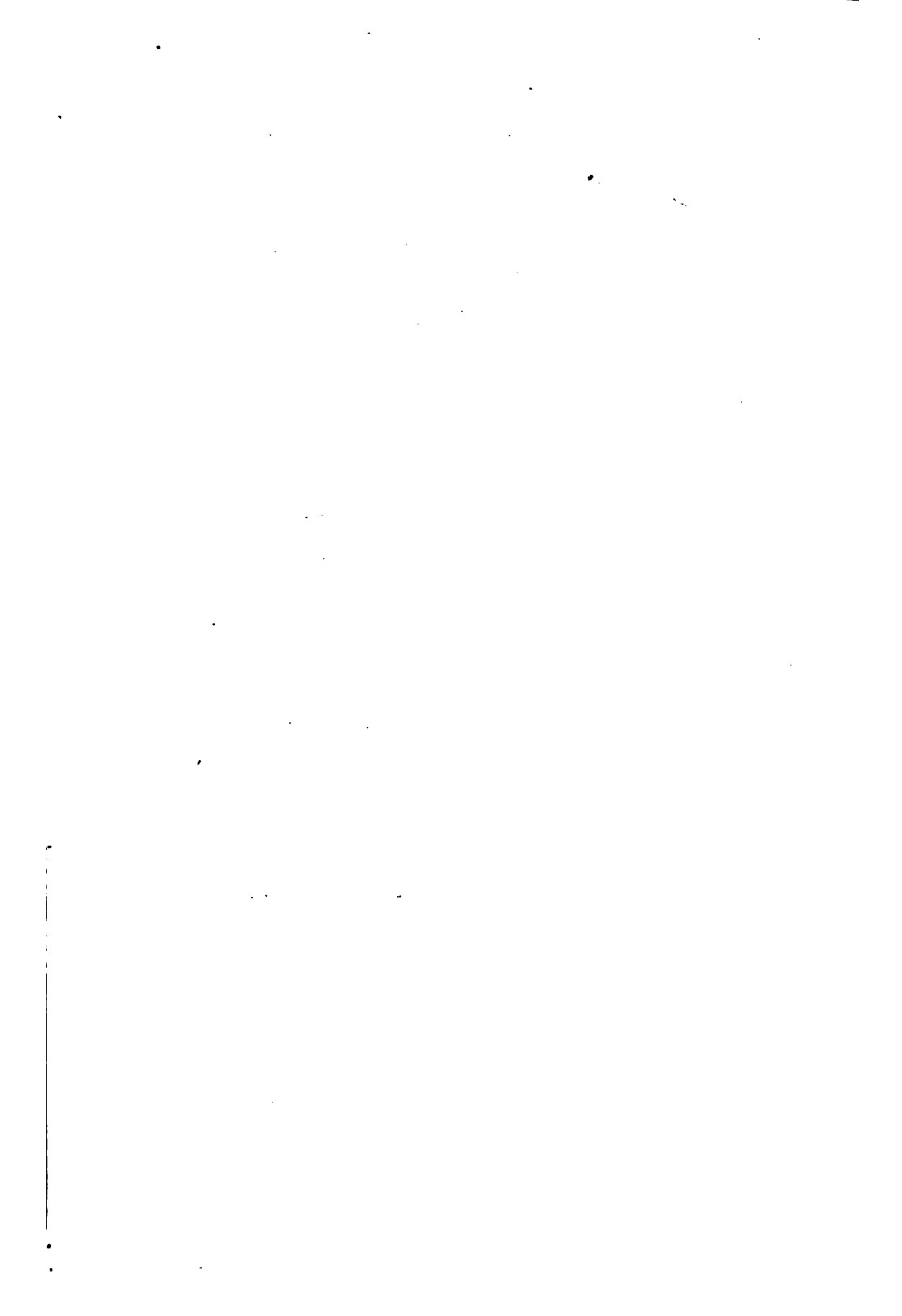


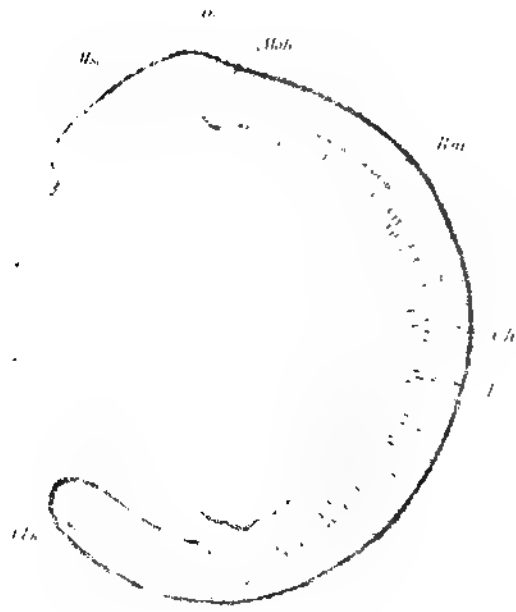
*Hlsch*

*Fn*

*Hs*







$\frac{1}{2} \pi$        $\frac{1}{2} \pi$        $\frac{1}{2} \pi$

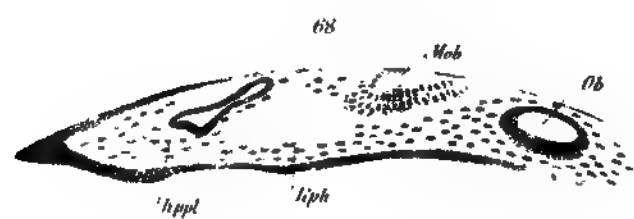
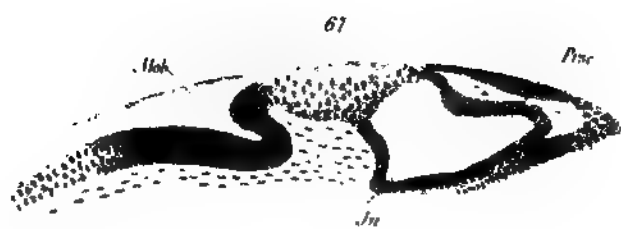
$\frac{1}{2} \pi$

$\frac{1}{2} \pi$

$\frac{1}{2} \pi$        $\frac{1}{2} \pi$        $\frac{1}{2} \pi$







72

Mob

up

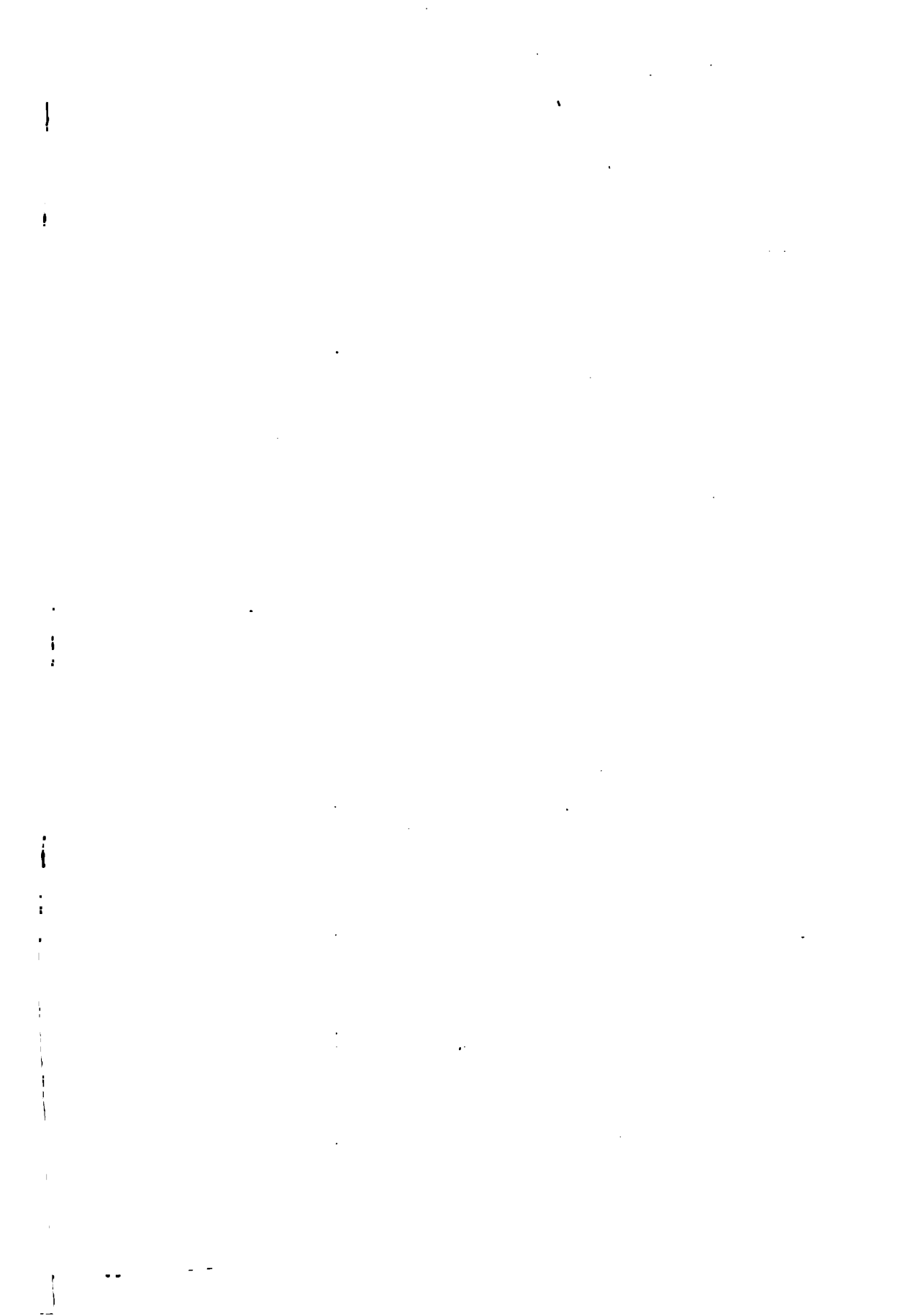
Ch

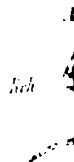
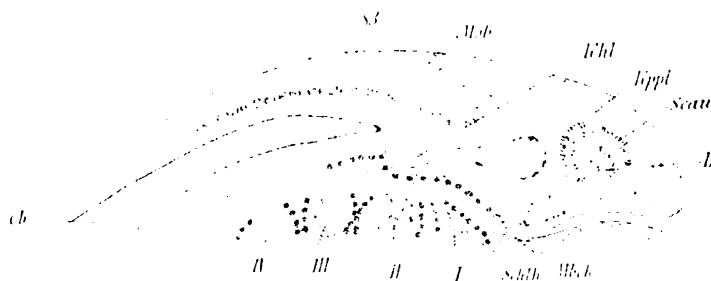
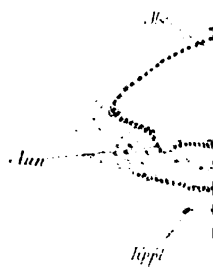
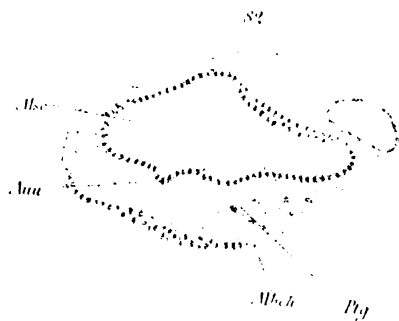
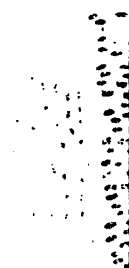
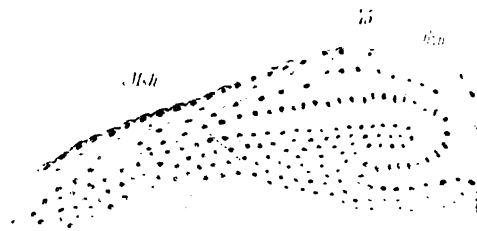
73

Mob













# ТРУДЫ

ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

при ИМПЕРАТОРСКОМЪ Казанскомъ Университетѣ.

Томъ X. Вып. 2.

---

## ИСТОРІЯ РАЗВИТІЯ СТЕРЛЯДИ

(*ASIPENSER RUTHENUS*).

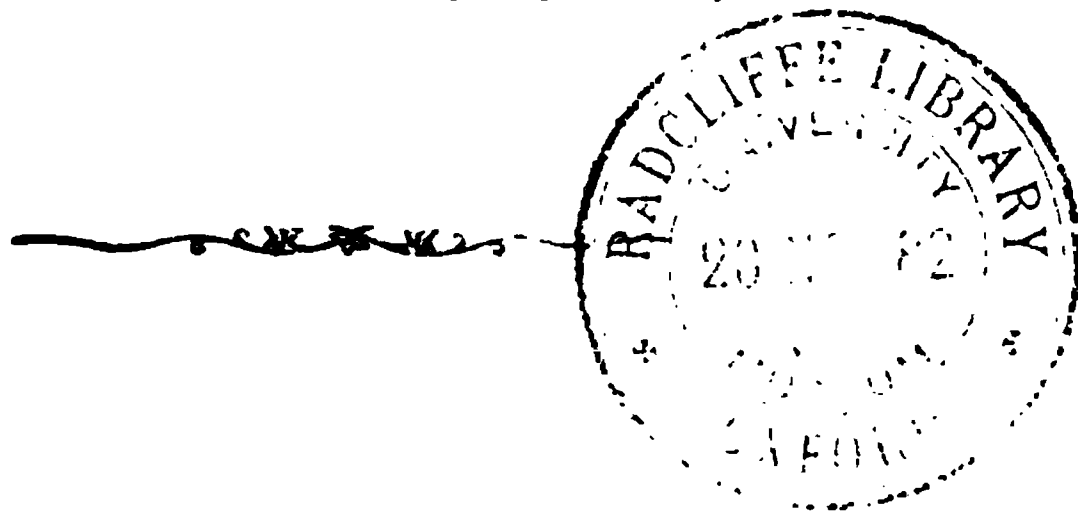
Проф. В. Заленскаго.

---

Ч А С Т Ъ II.

ПОСТ-ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТІЕ И РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ

(съ X таблицами рисунковъ).



КАЗАНЬ.

Типографія Императорскаго Университета.

1880.

Печатано по опредѣленію Общества Естествоиспытателей при Императорскомъ Казанскомъ Университетѣ.

Президентъ *А. Штукенбергъ*.



## ОГЛАВЛЕНИЕ II-Й ЧАСТИ.

|  | <i>стр.</i> |
|--|-------------|
| <b>Глава VI.</b> Развитие наружной формы и наружных органовъ въ пост-эмбриональный періодъ | 227         |
| — VII. Наружные покровы, кожный скелетъ и развитие зубовъ . . . . .                        | 246         |
| — VIII. Развитие нервной системы . . . . .   | 270         |
| — IX. Развитие органовъ чувствъ . . . . .  | 341         |
| — X. Развитие внутреннего скелета . . . . .  | 393         |
| -- XI. Развитие мышцъ . . . . .  | 469         |
| — XII. Развитие органовъ кровообращенія . . . . .  | 484         |
| — XIII. Развитие органовъ пищеваренія . . . . .  | 501         |
| — XIV. Развитие органовъ мочеотдѣленія . . . . .   | 524         |



**Примѣчаніе:** по ошибкѣ глава XIII обозначена XIV и глава XIV—XV-й.



## Г Л А В А VI.

### РАЗВИТІЕ НАРУЖНОЙ ФОРМЫ И НАРУЖНЫХЪ ОРГАНОВЪ ВЪ ПОСТ-ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРІОДЪ.

Эмбриональное развитіе стерляди продолжается обыкновенно отъ 9—12 дней смотря по состоянію атмосферы и, вѣроятно, другимъ физическимъ вліяніямъ. На развитіе имѣетъ вліяніе температура воздуха и воды, какъ и на развитіе всѣхъ вообще организмовъ. Въ теплое время стерляди вылупляются изъ яйца гораздо скорѣе, чѣмъ въ холодное. Въ продолженіи трехлѣтнихъ моихъ наблюденій, развитіе молодыхъ стерлядокъ никогда не продолжалось болѣе 12 дней, поэтому я нахожу возможнымъ обозначить этотъ срокъ, какъ крайній срокъ, необходимый для развитія зрѣлыхъ мальковъ.

Передъ вылупленіемъ зародышъ весьма сильно движется внутри яичевыхъ оболочекъ. Эти движенія, по всей вѣроятности, и обуславливаютъ разрывъ оболочекъ и выходъ рыбки изъ яйца. Такъ какъ изъ всѣхъ частей рыбки наиболее подвиженъ хвостъ, то разрывъ яичевыхъ оболочекъ образуется тамъ, гдѣ находится хвостъ рыбки, т. е. противъ брюшной части зародыша. Черезъ образовавшееся отверстіе сначала выходитъ наружу хвостъ, голова же остается нѣкоторое время заключенною въ оболочки. Бскорѣ за освобожденіемъ хвоста, слѣдуетъ выходъ и передней части зародыша. Молодая рыбка ложится на дно, фиксируется посредствомъ своего объемистаго желточнаго пузыря къ дну и дви-

гаетъ весьма усиленно хвостомъ въ обѣ стороны. При этихъ движеніяхъ, передняя часть личинки мало по малу освобождается изъ яйцевыхъ оболочекъ.

Вылупившаяся личинка стерляди, сравнительно съ дефинитивнымъ состояніемъ, весьма низко организована, какъ это видно уже изъ послѣднихъ стадій эмбріональнаго развитія и какъ мы увидимъ это при описаніи пост-эмбріональнаго развитія. Большинство органовъ ея находятся еще въ зачаточномъ состояніи, а нѣкоторые не существуютъ даже и въ зачаткѣ (какъ органы размноженія, плавательный пузырь). Для общей характеристики организаціи личинки, я считаю не лишнимъ указать здѣсь на степень развитія различныхъ органовъ ея. Покровы личинки состоятъ изъ эпидермиса, который образуется, какъ видно изъ эмбріональнаго развитія, изъ двухъ слоевъ. Кожнаго скелета не существуетъ и слѣда. Нервная система существуетъ въ видѣ головного и спиннаго мозга съ довольно слабой гистологической дифференцировкой. Периферическая нервная система образуется только во время пост-эмбріональнаго развитія. Органы чувствъ чрезвычайно слабо развиты, какъ это видно изъ предыдущей главы. Глаза состоятъ только изъ вторичнаго глазнаго пузыря и линзы; органы слуха изъ простаго овальнаго слуховаго мѣшка. Скелеть, въ видѣ хрящевыхъ образований не существуетъ и въ зачаткѣ; въ томъ мѣстѣ, гдѣ впоследствии появляется скелеть, находится скелетородный слой, состоящій изъ эмбріональной соединительной ткани, изъ которой, кромѣ скелета, образуется также и периферическая нервная система. Сердце является въ видѣ трубки, въ которой еще нельзя различить никакихъ отдѣловъ, служащихъ зачатками отдѣльных частей будущаго сердца. Кровеносные сосуды существуютъ въ видѣ большихъ главныхъ стволовъ; мелкіе сосуды развиваются во время пост-эмбріональнаго развитія

Отдѣльныя части пищеварительнаго канала существуютъ въ видѣ зачатковъ. Средняя часть пищеварительнаго канала, изъ которой въ послѣдствіи развивается желудокъ, передняя часть кишечнаго канала и плавательный пузырь, представляетъ сильно выдающійся мѣшокъ, набитый желточными клѣтками. Мы будемъ называть его „желточнымъ мѣшкомъ“, какъ онъ называется у костистыхъ рыбъ. Органы мочеотдѣленія являются въ видѣ вольфовыхъ каналовъ, передняя часть которыхъ образуетъ довольно значительную петлю—зачатокъ передней почки или Лейдиговской железы. Органы размноженія не существуютъ даже и въ зачаткѣ.

Пост-эмбриональное развитіе стерляди можетъ быть раздѣлено на два періода, довольно рѣзко отличающихся другъ отъ друга въ морфологическомъ и біологическомъ отношеніяхъ. Въ первое время послѣ вылупленія, личинка развивается на счетъ желтка, который въ громадномъ количествѣ находится въ стѣнкахъ зачатка желудка, или въ такъ называемомъ желточномъ мѣшкѣ; въ это время всѣ зачатки органовъ, образующіеся еще въ эмбриональный періодъ развитія, получаютъ дефинитивное развитіе, а изъ новыхъ образуются скелетъ и почки. Второй періодъ развитія начинается исчезаніемъ желтка въ желточномъ пузырь и переходомъ личинки на свой кормъ. Въ это время рыбки гораздо сильнѣе растутъ, чѣмъ въ первый періодъ; у нихъ образуется кожный скелетъ, развиваются зачатки половых органовъ, и наружная форма ихъ получаетъ характерныя признаки, свойственныя взрослымъ стерлядямъ. Первый періодъ развитія продолжается обыкновенно три недели; въ это время маленькія рыбки чрезвычайно выносливы, отлично растутъ въ чистой водѣ, особливо если вода часто мѣняется, и могутъ быть, безъ особенныхъ предосторожностей, перевозимы на довольно значительныя расстоя-

пія<sup>(1)</sup>. Съ наступленіємъ второго періода розвитку, т. е. съ исчезавіємъ питательнаго желтка, наступаєть въ жизни рыбокъ критическій моментъ, во время котораго многія изъ нихъ погибають. Мои опыты воспитанія молодыхъ стерлядокъ, въ періодъ послѣ исчезанія у нихъ питательнаго желтка, были неудачны. Я не могъ вывести мальковъ далѣе трехнедѣльнаго возраста и долженъ, за неимѣніемъ матеріала, по необходимости ограничиться только описаніемъ развитія органовъ въ первый періодъ пост-эмбриональнаго развитія. Изъ второго періода я имѣлъ только одну рыбку трехмѣсячнаго возраста и примѣрно около 5 См. длины. На ней я могъ видѣть пѣкоторые стадіи развитія покрововъ, скелета и другихъ органовъ и пополнить, хотя пѣсколько, пробѣлъ, пропущенный отъ недостатка матеріала.

Стерлядка, вылупившаяся изъ яйца, (фиг. 86) по сильному развитію своего желточного мѣшка, незначительному развитію головы и по эмбриональной плавниковой оторочкѣ, очень похожа на мальковъ костистыхъ рыбъ. Голова ея является въ видѣ маленькаго бугорка, закругленнаго на переднемъ концѣ и сидящаго на объемистомъ желточномъ пузырьѣ. На переднемъ концѣ головы находятся обонятельныя ямки круглыя и отороченныя невысокимъ валикомъ (фиг. 86 Olf). Глаза, не смотря на довольно удовлетворительную прозрачность рыбки, въ первыхъ стадіяхъ развитія совершенно незаметны. Это объясняется неразвитіемъ въ нихъ пигмента. Слуховые органы (фиг. 86, gb) замѣны въ видѣ двухъ овальныхъ мѣшечковъ лежащихъ по бокамъ продолговатаго мозга. На брюшной сторонѣ головы, близко къ желточному пузырю

(<sup>1</sup>) Я пробовалъ перевозить рыбокъ на разстояніи около 2000 верст на пароходѣ, по желѣзной дорогѣ и въ экипажѣ и довезъ большую часть ихъ въ совершенно удовлетворительномъ состояніи.

поимѣщается ротовое углубленіе (фиг. 86 Mb), ограниченное спереди верхнечелюстными отростками первой глоточной дуги (фиг. 86 Md), снизу первую глоточную дугою (фиг. 86 Mx). За первой глоточной дугой слѣдуютъ остальные дуги, которыя не сходятся своими передними концами на брюшной сторонѣ и являются въ видѣ тонкихъ валиковъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга жаберными слѣпыми мѣшками—зачатками жаберныхъ щелей.

Впереди верхнечелюстнаго отростка, на брюшной сторонѣ головы, находятся два продольныхъ валика, чрезвычайно похожихъ по наружному своему виду на верхнечелюстные отростки и раздѣленные другъ отъ друга углубленіемъ, которое непосредственно соединяется взади съ ротовымъ углубленіемъ. Въ моемъ предварительномъ сообщеніи я называлъ ихъ лицевыми отростками, на томъ основаніи, что они образуются изъ лицеваго отростка, появляющагося во время эмбриональнаго развитія зародыша. Въ настоящее время гомологія ихъ съ подобными же органами другихъ ганойдъ можетъ быть выяснена подробнѣе, благодаря изслѣдованіямъ А. Агассиза надъ развитіемъ *Lepidosteus osseus*. А. Агассизу удалось лѣтомъ прошлаго года получить оплодотворенныя яйца и рядъ стадій развитія *Lepidosteus* и, прослѣдивъ такимъ образомъ исторію развитія этой чрезвычайно интересной ганойды, пополнить весьма чувствительный недостатокъ въ исторіи развитія позвоночныхъ. Этѣ изслѣдованія общаются весьма многое для исторіи развитія ганойдъ вообще, а такъ какъ *Lepidosteus* есть представитель ганойдъ, стоящихъ близко къ костистымъ рыбамъ, то и для выясненія генетическихъ отношеній ганойдъ къ костистымъ рыбамъ. До сихъ поръ имѣется только предварительное сообщеніе объ изслѣдованіяхъ Агассиза, касающееся только наружныхъ измѣненій

лепидостея въ пост-эмбриональный періодъ развитія (<sup>1</sup>). Изъ этихъ изслѣдованій видно, что маленькіе *Lepidosteus*, вылупившіеся изъ яйца, по общей своей формѣ, представляютъ очень много общаго съ мальками стерлядей и костистыхъ рыбъ. Они имѣютъ такой же сильно развитой желточный пузырь, общій эмбриональный плавникъ, такую же несовершенную организацію, сравнительно съ ихъ definitivoнымъ состояніемъ, какъ и стерляди. Для насъ въ настоящемъ случаѣ важны нѣкоторыя особенности головы маленькихъ лепидостей, такъ какъ и у мальковъ стерлядей мы встрѣчаемъ нѣкоторое подобіе тѣхъ же особенностей, хотя выраженное въ нѣсколько иной формѣ. На передней части головы у *Lepidosteus* впереди отверстія рта находится подковообразное углубленіе ограниченное рядомъ бугорковъ, дѣйствующихъ на подобіе сосаль. Судя по рисункамъ А. Агассиза, эти бугорки находятся на валикообразномъ возвышеніи, ограничивающемъ подковообразное углубленіе. У *Lepidosteus* эмбриональное сосало существуетъ въ продолженіи всего пост-эмбриональнаго періода и, хотя въ послѣдствіи измѣняется до того, что окончательно теряетъ свою прежнюю функцію, но въ видѣ маленькаго придатка на передней части головы остается на всю жизнь. Агассизъ сравниваетъ сосало *Lepidosteus* съ сосаломъ миногъ и находитъ полную аналогію между этими обѣими образованіями. Сосало *Lepidosteus* играть должно быть немаловажную роль въ жизни этихъ рыбъ въ молодомъ возрастѣ; по описанію Агассиза молодые лепидостеи присасываются посредствомъ него такъ сильно къ стѣнкамъ сосуда, что ихъ ни сколько не беспокоитъ до-

---

(<sup>1</sup>) Al. Agassiz The development of *Lepidosteus* I, Proc. of American Academy of Arts and Sciences Vol. XIII October 1878.



вольно значительное движеніе воды, въ которой они находятся.

Если мы сравнимъ описанное *Аиассизомъ* сосало лепидостея съ возвышеніями, находящимися у вылупившагося стерляжьего малька передъ отверстиемъ рта, то увидимъ довольно значительную аналогію между обѣими образованиями, какъ относительно расположенія ихъ на головѣ, такъ и относительно ихъ формы. Мы должны при этомъ обратить вниманіе на слѣдующія характерныя особенности описанныхъ нами возвышеній, а именно во 1-хъ) на то, что онѣ находятся впереди отверстія рта, 2) что онѣ сходятся передними своими концами и 3) что онѣ ограничиваютъ полость, которая кзади непосредственно переходитъ въ ротовое углубленіе. Всѣ эти особенности положенія свойственны также и сосалу, или лучше сказать тѣмъ валикамъ, которые ограничиваютъ подковообразное углубленіе лепидостея. Онѣ также сходятся передними концами и образуютъ подковообразный валикъ, а полость, ограниченная ими, также непосредственно переходитъ въ ротовое углубленіе. Разница между сосальнымъ аппаратомъ лепидостея и предротовыми возвышеніями стерляди заключается, какъ видно, только въ степени развитія этихъ частей. У лепидостея онѣ развиты больше и приспособлены къ извѣстной дѣятельности, у стерляди онѣ являются въ видѣ чисто-провизорныхъ образований, которыя весьма скоро исчезаютъ, не оставляя за собой слѣда и указывая только на общее геетическое происхожденіе съ цѣлесообразно - развитыми органами лепидостея.

Спустя нѣсколько дней послѣ вылупленія, когда голова рыбокъ нѣсколько вырастаетъ, предротовыя возвышенія становятся менѣе замѣтными. Онѣ являются въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія (фиг. 87 и 88) въ видѣ не-

значительныхъ возвышеній ограничивающихъ внутренній край посовыхъ ямокъ. Углубленіе, которое находилось между ними, является въ видѣ неглубокой трехъугольной ямки, которая по мѣрѣ развитія становится все шире и шире.

Измѣненія формы головы, замѣчаемыя во время этихъ стадій развитія, состоятъ въ расширеніи ея кзади, вслѣдствіе чего голова мало по малу принимаетъ треугольную форму. Это обусловливается главнымъ образомъ развитіемъ жабернаго аппарата, заключающемся сначала въ утолщеніи и выростаніи висцеральныхъ дугъ, а впоследствии (фиг. 88) въ выростаніи жаберной крышки. Въ первое время (фиг. 86) главнымъ образомъ становится замѣтнымъ утолщеніе въ первой висцеральной дугѣ и именно въ нижнечелюстной ея части, которая въ предыдущей стадіи развитія имѣла видъ маленькихъ валиковъ, не сходящихся другъ съ другомъ на брюшной сторонѣ. Теперь же (фиг. 87) обѣ вѣтви нижнечелюстной части 1-й дуги сходятся другъ съ другомъ, но между ними существуетъ еще довольно глубокая вырѣзка, которая однако въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 88) становится мало замѣтною. Остальныя висцеральныя дуги, особенно вторая, нѣсколько вырастаютъ и вскорѣ закрываются жаберной крышкою, такъ что на живыхъ малькахъ онѣ съ трудомъ могутъ быть наблюдаемы до появленія въ нихъ скелета. До образованія еще жаберной крышки, на жаберныхъ дугахъ можно замѣтить зачатки жаберныхъ бугорковъ.

Образованіе жаберной крышки происходитъ обыкновенно на второй недѣлѣ пост-эмбриональнаго развитія и начинается въ видѣ складки, идущей отъ второй висцеральной дуги. Сначала жаберная крышка прикрываетъ только вторую жаберную дугу, впоследствии, разрастаясь назадъ (фиг. 88), прикрываетъ также и остальныя дуги. На краю жаберной крышки образуются бугорки окаймляющія ее въ видѣ бах-

ромки (фиг. 89)—зачатки оперкулярной жабры. Съ образованіемъ жаберной крышки само собою начинается образованіе жаберной полости, въ которой помѣщаются всѣ жабры. Хотя жаберная крышка вырастаетъ только до уровня третьей висцеральной дуги, а слѣдовательно можно было бы ожидать, что остальные дуги не будутъ ею закрыты, тѣмъ не менѣе на самомъ дѣлѣ снаружи нельзя замѣтить заднихъ жаберныхъ дугъ. Это происходитъ оттого, что, во время роста жаберной крышки назадъ, положеніе заднихъ дугъ нѣсколько измѣняется. Онѣ поворачиваются задними своими концами впередъ и располагаются не позади предшествующихъ имъ дугъ, а подъ ними и нѣсколько кнутри отъ нихъ. Вслѣдствіе этого жаберный аппаратъ прикрѣпляется къ скелету не по прямой линіи, идущей спереди назадъ, какъ это было во время эмбриональнаго періода и до образованія жаберной крышки, а по дугообразно изогнутой линіи, которая идетъ отъ мѣста прикрѣпленія второй жаберной дуги или отъ слуховой капсулы сначала назадъ потомъ же поворачиваетъ впередъ и внутрь. Этѣ измѣненія въ положеніи жаберныхъ дугъ, которыя становятся ясными при изслѣдованіи скелета, ведутъ къ сближенію жаберныхъ дугъ между собою и къ сокращенію всего пространства, занимаемаго жаберными дугами.

Во времени исчезанія желточного пузыря складка образующая жаберную крышку, растетъ на брюшную сторону и образуетъ брюшную складку, соединяющую обѣ жаберныя крышки вмѣстѣ (фиг. 91 и 95 Orf).

Чтобы покончить съ описаніемъ наружныхъ измѣненій головы я долженъ упомянуть еще объ образованіи усиковъ и о развитіи общей формы головы.

Усики появляются вскорѣ за образованіемъ зачатка оперкулярной складки кожи въ формѣ четырехъ бугорковъ, помѣщающихся надъ отверстіемъ рта, между верхнечелюстными отростками и предротовыми буграми (фиг. 89). Въ ближайшей за тѣмъ стадіи развитія они вырастаютъ и, во времени исчезанія желточного пузыря, являются уже въ видѣ довольно длинныхъ цилиндрическихъ отростковъ, достигающихъ своими концами до отверстія рта.

Что касается общей формы головы, то, во времени исчезанія желточного пузыря, она уже представляетъ признаки, характерные для осетровыхъ рыбъ вообще. Голова у трехнедѣльныхъ мальковъ имѣетъ примѣрно трехъугольную форму и отличается въ этой стадіи развитія отъ головы взрослой стерляди менѣе заостренной передней частью. Въ этомъ состояніи она напоминаетъ скорѣе голову бѣлуги или осетра. Окончательное развитіе головы, главнымъ образомъ удлиненіе рыла, составляющее характерную особенность стерляди совершается послѣ исчезанія желточного пузыря. У трехмѣсячныхъ мальковъ голова имѣетъ уже характерныя признаки, свойственныя стерлядямъ. Она представляетъ сильно заостренный къ переди носъ, на ней сверху развивается кожный скелетъ, а снизу характерныя для стерлядей костяныя бугорки, идущіе въ продольномъ направленіи отъ отверстія рта къ концу носа.

Наконецъ, я долженъ упомянуть еще о томъ, что глаза у стерлядей становятся видными только сравнительно поздно. У вылупившихся мальковъ они совсѣмъ не примѣтны, что происходитъ по всей вѣроятности оттого, что въ нихъ развивается пигментъ *chorioideae* только послѣ вылупленія стерляди изъ яйца. Глаза становятся видимыми у мальковъ прожившихъ 3-5 дней, (фиг. 87), а на второй недѣлѣ пост

эмбриональнаго развитія уже можно снаружи отличить от дѣльных части глаза. Замѣчательно, что у *Lepidosteus* также глаза становятся видимыми черезъ нѣсколько дней послѣ выгушенія.

Однимъ изъ наиболѣе интересныхъ органовъ, являющихся у стерлядей во время пост-эмбриональнаго развитія, служатъ зубы. Зубы играютъ роль вполне провизорныхъ органовъ въ развитіи и жизни стерлядей, и появленіе ихъ въ извѣстномъ возрастѣ тѣмъ болѣе интересно, что осетровыя рыбы, а слѣдовательно и стерлядь составляютъ единственныхъ представителей ганойдъ, лишенныхъ зубовъ. Все касающееся развитія зубовъ будетъ мною сообщено при обзорѣни покрововъ, такъ какъ образованіе этихъ органовъ представляетъ ближайшую аналогію съ развитіемъ набожваго скелета. Здѣсь я только упомяну о расположеніи и формѣ готовыхъ уже зубовъ. Хотя зубы начинаютъ развиваться довольно рано,—во время появленія оперкулярной складки можно уже видѣть ихъ зачатки, — но окончательнаго развитія они достигаютъ только въ тому времени, когда исчезаетъ желточный пузырь. По всей вѣроятности, появленіе ихъ имѣетъ значеніе при переходѣ молодыхъ стерлядокъ на свой кормъ. Въ это время зубы начинаютъ прорѣзываться. Изъ валиковъ лежащихъ тотчасъ за краемъ верхней и нижней челюсти виднѣются ихъ заостренные концы. На поперечныхъ разрѣзахъ и на просвѣтленныхъ и окрашенныхъ препаратахъ можно убѣдиться, что наружу выходятъ только заостренные кончики зубовъ, основанія же зубовъ заключены еще въ валикахъ и особыхъ чехликахъ, въ которыхъ зубъ начинаетъ свое развитіе.

Зубы имѣютъ форму конусовъ и отличаются сильно заостренными кончиками. Уже при изслѣдованіи ихъ на цѣль-

ной стерлядкѣ. можно въ нихъ ясно различить периферическій блестящій слой, представляющій безструктурную массу и центральный бугорокъ состоящій изъ клѣтокъ. Последній составляетъ зубной сосочекъ, который какъ увидимъ дальше составляетъ первый зачатокъ зуба.

У трехпедѣльных стерлядокъ зубы располагаются на небныхъ хрящахъ и нижней челюсти, на первой жаберной дугѣ. На верхней и нижней челюсти они располагаются въ рядъ въ количествѣ  $\frac{9}{3} \cdot \frac{9}{3}$  на верхней стѣнѣ глотки обыкновенно количество зубовъ незначительно.

У трехмѣсячныхъ мальковъ я уже не могъ найти зубовъ. На разрѣзахъ кое гдѣ можно еще замѣтить ихъ остатки, вѣроятно случайные; большинство же зубовъ уже исчезло. Замѣчательно, что вмѣсто зубовъ у стерлядей въ этомъ мѣстѣ находятся сосочки кожи, которые по происхожденію весьма похожи на зубы, но никогда не имѣютъ твердой верхней оболочки.

Провизорная роль, которую играютъ зубы, придаетъ этимъ органамъ большое морфологическое значеніе, особенно въ виду того обстоятельства, что всѣ ганойды, какъ нынѣ живущія, такъ по видимому и ископаемыя снабжены зубами. Вслѣдствіе этого, на образованіе зубовъ въ извѣстномъ возрастѣ у стерлядей и по всей вѣроятности и у всѣхъ осетровыхъ рыбъ мы должны смотрѣть какъ на довольно важное въ филогенетическомъ отношеніи явленіе, указывающее на генетическую связь осетровыхъ рыбъ съ формами, снабженными зубами. Въ настоящее время конечно трудно рѣшить вопросъ какія это были формы, которыя были родоначальниками осетровыхъ рыбъ, но не заходя въ предположенія слишкомъ далеко, мы не можемъ себѣ объяснить появленіе зубовъ у стерлядей иначе, какъ передачею от

родоначальныхъ зубастыхъ формъ. Осетровыя рыбы будутъ представлять намъ поэтому новѣйшіе формы хрящевыхъ ганондъ, развившіеся изъ ганондъ, остатки которыхъ по всей вѣроятности скрыты отъ насъ въ видѣ какихъ нибудь ископаемыхъ формъ.

Окончивъ обзоръ главныхъ измѣненій головы въ пост-эмбриональный періодъ, мы можемъ перейти къ другимъ наружнымъ органамъ стерляди. Изъ этихъ органовъ наиболее интересны плавники, которыя тотчасъ по вылупленіи личинки изъ яйца являются въ формѣ общей кожистой оторочки, охватывающей всю спинную сторону зародыша и часть брюшной. Изъ этой общей оторочки развивается система непарныхъ плавниковъ; кромѣ нихъ во время пост-эмбриональнаго развитія начинаютъ также развиваться и парные плавники, или оконечности. Что касается послѣднихъ, то здѣсь я сообщу только тѣ факты, которые касаются ихъ появленія и наружныхъ измѣненій.

Переднія и заднія оконечности стерлядей появляются одновременно. Зачатки переднихъ оконечностей становятся замѣтными черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія въ видѣ двухъ полукруглыхъ продольныхъ валиковъ, лежащихъ сзади головы. Впослѣдствіе, когда голова вырастаетъ назадъ, разстояніе между передними оконечностями и головою становится гораздо меньше. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться, что зачатки переднихъ оконечностей (а также и заднихъ) представляетъ складки кожи, въ которую вырастаетъ средній зародышевый листъ, дающій скелетъ. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія замѣтно выростаніе грудныхъ плавниковъ и появленіе въ нихъ такъ называемыхъ роговыхъ лучей. Выростаніе обыкновенно идетъ назадъ и, къ концу третьей недѣли пост-эмбриональнаго развитія, пе-

реднія оконечности имѣютъ лопатообразную форму; въ передней ихъ части образуется хрящевый скелетъ, о которомъ будетъ рѣчь впереди, задняя часть состоитъ изъ роговыхъ блестящихъ лучей связанныхъ между собою кожею. Къ этому времени окончательно развиваются мышцы, которыми переднія оконечности приводятся въ движеніе. Заднія оконечности развиваются гораздо позже. Онѣ появляются только въ началѣ третьей недѣли.

Непарная оторочка, изъ которой развивается система непарныхъ плавниковъ, появляется еще во время эмбриональнаго развитія. У вылупившихся рыбокъ она имѣетъ форму складки, начинающейся тотчасъ же позади головы, проходящей по всей спинной сторонѣ, огибающей заднюю часть тѣла и оканчивающейся на брюшной сторонѣ у задняго края желточного пузыря (фиг. 86). На спинной сторонѣ общая плавниковая оторочка не высока; она расширяется къ хвосту и на брюшной сторонѣ и представляетъ въ сущности ту же самую форму и положеніе, какъ у костистыхъ рыбъ, гдѣ она была изслѣдована у очень многихъ родовъ. Вскорѣ послѣ вылупленія стерляди изъ яйца, на плавниковой оторочкѣ можно замѣтить зачатки отдѣльных плавниковъ являющіеся въ формѣ расширеній, происходящихъ вслѣдствіе неравномѣрнаго роста оторочки въ различныхъ мѣстахъ. Такихъ расширеній появляется три: одно изъ нихъ находится въ задней части спинной стороны и составляетъ зачатокъ спиннаго плавника, другое на хвостовомъ концѣ—внизу хорды — зачатокъ хвостоваго плавника, и наконецъ третье противоположное спинному расширенію на брюшной сторонѣ—зачатокъ заднепроходнаго плавника (фиг. 93). Всѣ эти расширенія въ скоромъ времени являются въ видѣ лопастей, связанныхъ между собою очень тонкими перемычками—остатками прежней общей оторочки. Въ плавнико



ныхъ лопастьхъ въ концу 3-ей недѣли образуются роговые лучи, а со стороны скелета хрящевыя образованія, служащія поддержкою плавникамъ.

Кромѣ явленій общихъ при развитіи всѣхъ плавниковъ, развитіе хвостоваго плавника представляетъ интересъ по отношенію его къ заднему концу хорды, и поэтому мы должны рассмотреть развитіе его нѣсколько подробнѣе. Въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія хорда идетъ по срединѣ хвостоваго плавника, т. е. хвостъ только что вылупившейся стерляди представляетъ гомоцеркальный типъ строенія, какъ и у многихъ другихъ рыбъ (фиг. 86). Во время образованія плавниковыхъ лопастей, хвостовой плавникъ расширяется на брюшной сторонѣ и въ это же время задній конецъ хорды нѣсколько изгибается вверхъ (фиг. 93). Это изгибаніе хорды незначительно сравнительно съ тѣмъ, которое замѣчается у костистыхъ рыбъ въ соотвѣтствующей стадіи развитія (<sup>1</sup>). По мѣрѣ выростанія хвостоваго плавника, искривленіе хорды вверхъ увеличивается, и у трехмѣсячныхъ мальковъ хвостъ представляетъ уже дефинитивную гетероцеркальную форму. При этомъ, въ срединѣ спиннаго плавника образуются хрящевые лучи.

Образованіе хвостоваго плавника у стерлядей сводится на выростаніе брюшной части задняго конца плавниковой оторочки. Этимъ выростаніемъ по всей вѣроятности обуславливается изгибаніе хорды вверхъ т. е. переходъ отъ гомоцеркальной (лептокардіальной) формы въ гетероцеркальную. При этомъ на хвостовомъ плавникѣ не образуется отдѣльныхъ лопастей, какъ это бываетъ у костистыхъ рыбъ или

---

(<sup>1</sup>) A. Agassiz. On the young stages of some osseous fishes. I. (Proc. of. the American Academy of Arts and Sciences Vol. XIII. 1877).

*Lepidosteus* и, въ этомъ отношеніи, стерляди представляютъ довольно значительныя отличія сравнительно съ послѣдними. У стерлядей развитіе гетероцерціи совершается гораздо проще чѣмъ у костистыхъ рыбъ и *Lepidosteus*, и мнѣ кажется, что эта простота представляетъ нѣкоторый морфологическій интересъ. По изслѣдованіямъ Агассиза надъ дѣльнымъ рядомъ костистыхъ рыбъ (6-ю видами *Pleuronectes*, *Atherina*, *Batrachus*, *Gadus*, *Ctenolabrus*, *Lophius*, *Gasterosteus*, *Fundulus*, *Phycis*, *Cottus*, *Menhaden*, *Temnodon* и проч.), переходъ лептокардіальнаго строенія хвоста въ гетероцеркальный начинается также какъ у стерлядей ростомъ брюшной части хвостоваго плавника и искривленіемъ конца хорды съ окружающимъ ея частями кверху. Этимъ однако дѣло не оканчивается. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія хвостовой плавникъ раздѣляется на двѣ лопасти: верхнюю, въ которой помѣщается конецъ хорды, и нижнюю, которая превращается въ дефинитивный хвостовой плавникъ. По мѣрѣ выростапія нижней лопасти и образованія въ ней лучей, верхняя часть мало по малу сокращается и въ концѣ концовъ совершенно исчезаетъ, уступая мѣсто нижней лопасти, которая, разрастаясь на концѣ хвоста, одна составляетъ хвостовой плавникъ. Послѣдній, какъ извѣстно изъ наблюденій Гексли, сохраняетъ у костистыхъ рыбъ только наружную гомоцерцію, въ сущности же онъ представляетъ нѣсколько видоизмѣненный типъ гетероцеркальнаго плавника. Нѣсколько иначе чѣмъ у костистыхъ рыбъ, развивается хвостовой плавникъ *Lepidosteus* <sup>(1)</sup>. Уже при началѣ обь

(<sup>1</sup>) *A. Agassiz* The development of *Lepidosteus*. Part. I. въ *Proc. of the American Academy of Arts and Sciences*. Vol. XIII. 1878.

особленія отдѣльныхъ плавниковъ изъ общей плавниковой оторочки, можно замѣтить, между зачатками прочихъ лопастей, зачатокъ лопасти, которая впоследствии становится хвостовымъ плавникомъ. У *Lepidosteus* хвостовой плавникъ состоитъ, какъ и у костистыхъ рыбъ, сначала изъ двухъ лопастей, но развитіе этихъ лопастей идетъ у него нѣсколь-  
ко иначе, чѣмъ у послѣднихъ.

Сравнивая развитіе гетероцерціи хвостоваго плавника стерлядей съ развитіемъ ея у костистыхъ рыбъ, мы не можемъ не замѣтить, что существенныя отличія между ними выражаются только въ поздній періодъ развитія, сначала же процессъ идетъ у тѣхъ и другихъ совершенно аналогично. Первые признаки гетероцерціи у стерлядей и у костистыхъ рыбъ сходны и выражаются въ выпростаніи брюшной части хвостоваго плавника. Позднѣйшія явленія, свойственныя костистымъ рыбамъ: обособленіе брюшной лопасти отъ спинной, во свойственны стерляди. Переносъ эти факты на филогенетическую почву, мнѣ кажется ихъ можно объяснить тѣмъ, что явленія, замѣчаемыя у костистыхъ, представляютъ приспособленія свойственныя этому классу, но произошедшія изъ тѣхъ коренныхъ формъ, которыя общи какъ для стерлядей, такъ и для костистыхъ рыбъ вмѣстѣ. Въ исторіи развитія ганойдъ и костистыхъ рыбъ существуетъ много аналогичныхъ явленій, которыя въ большинствѣ случаевъ указываютъ на то, что хрящевыя ганойды представляютъ болѣе примитивный, но тѣмъ не менѣе близокъ стоящій къ костистымъ рыбамъ, классъ рыбъ. Это заключеніе вполне согласуется съ сравнительно-анатомическими и съ палеонтологическими фактами. Остатки ганойдъ встрѣчаются раньше остатковъ костистыхъ рыбъ. Опираясь на эти факты, мы можемъ смѣлѣе на измѣненія хвостоваго плавника у стерлядей, какъ на самую примитивную форму раз-

витія гетероцерціи, а на соотвѣтственныя явленія у костистыхъ рыбъ т. е. на раннія стадіи развитія хвостоваго плавника у нихъ, какъ на указаніе генетической связи между ганоидами и костистыми рыбами.

Въ моемъ предварительномъ сообщеніи о пост-эмбриональномъ развитіи стерляди, я высказалъ мнѣніе, что рядъ спинныхъ щитковъ, идущихъ у осетровыхъ отъ задняго конца головы къ спинному плавнику, соотвѣтствуетъ спинному плавнику другихъ рыбъ, а каждый щитокъ въ отдѣльности гомологиченъ лучу плавника. Я основывалъ тогда свое мнѣніе на изслѣдованіяхъ *Гертвига* <sup>(1)</sup> надъ строеніемъ спинныхъ щитковъ и, главнымъ образомъ, на томъ 1) что спинные щитки составлены изъ двухъ пластинокъ, подобно лучамъ плавниковъ и 2) на томъ что на переднемъ концѣ спиннаго плавника находятся щитки, которые отличаются суженой спереди и сбоковъ и вытянутой вверхъ формой и представляютъ такимъ образомъ переходныя формы отъ щитковъ къ лучамъ плавниковъ. Послѣ появленія моего предварительнаго сообщенія появилась статья *Гетте* <sup>(2)</sup>, въ которой онъ приходитъ къ тому же заключенію на основаніи слѣдующихъ новыхъ анатомическихъ и эмбриологическихъ данныхъ: 1) Изслѣдованіе такъ называемыхъ остистыхъ отростковъ позвоночника осетровъ показало, что эти отростки не гомологичны остистымъ отросткамъ другихъ рыбъ и позвоночныхъ животныхъ, а гомологичны подпоркамъ (*Flossenträger*) лучей плавниковъ. Въ плавникахъ эти

---

<sup>(1)</sup> *O. Hertwig*. Über das Hautskelet der Fische (*Morph. Jahrbuch*. Bd. II стр. 50.)

<sup>(2)</sup> *Götts*. Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystem d Wirbelthiere (*Arch. f. microsc. Anatomie* Bd. XV стр. 446—448).

отростки и исполняют роль подпоровъ; но кромѣ плавниковъ они находятся еще и на всемъ остальномъ протяженіи позвоночника, лежатъ подъ костяными щитками и у молодыхъ стерлядей соотвѣтствуютъ числу спинныхъ щитковъ. Изъ этого слѣдуетъ, что въ анатомическомъ отношеніи рядъ спинныхъ щитковъ соотвѣтствуетъ плавникамъ. 2) *Гетте* удалось изслѣдовать такую стадію развитія стерляди, которой я получить не могъ, а именно стадію, во время которой происходитъ образованіе спинныхъ щитковъ. Въ это время (стерлядь  $1\frac{1}{2}$  см. длины) у стерляди еще существуетъ остатокъ прежняго общаго плавника на спинной стороне туловища а также существуютъ обособленные дефигитивные плавники. Въ послѣднихъ образуются тонкія эластичныя лучи, въ туловищномъ же плавникѣ кромѣ этихъ лучей образуются костяныя коническіе лучи, которые впоследствии превращаются въ костяные щитки спиннаго ряда. Каждому костяному лучу соотвѣтствуетъ хрящевая подпорка внутренняго скелета.

---

Во избѣжаніе описаній отдѣльныхъ стадій развитія при изложеніи развитія органовъ, я буду обозначать эти стадіи развитія зародыша буквами слѣдующимъ образомъ:

Стадія А—представляетъ только что вылупившуюся стерлядь (фиг. 86).

Стадія В—стерлядь, въ которой начинается образованіе *oregscium* (фиг. 88).

Стадія С—стерлядь, въ которой образуются хрящи въ скелетѣ головы (фиг. 90).

Стадія D—трехнедѣльная стерлядь (фиг. 91) въ которой исчезаетъ желточный пузырь.

Фиг. 87 и 89 представляют промежуточные стадіи развитія: первая—между А и В, вторая—между В и С.

Во время первыхъ трехъ недѣль пост-эмбриональнаго развитія, стерлядь вырастаетъ почти въ  $2\frac{1}{2}$  раза. Въ различныхъ изъ названныхъ стадій развитія стерлядь представляетъ слѣдующую величину:

Стадія А—5 Mm.

— А-В— $6\frac{1}{2}$  Mm.

— В—8 Mm.

— С— $9\frac{1}{2}$  Mm.

— С-Д—11 Mm.

— Д—12 Mm.



## Г Л А В А VII.

### НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ. КОЖНЫЙ СКЕЛЕТЪ. РАЗВИТІЕ ЗУБОВЪ.

#### 1. Покровы и скелетъ.

Во время эмбриональнаго развитія наружные покровы состоятъ исключительно изъ эктодермы. Въ такомъ же видѣ они остаются и въ продолженіи бѣльшей части пост-эмбриональнаго развитія, до исчезанія желточного пузыря. Въ эктодермѣ можно различить тѣ же два слоя (основной и покровный), которые такъ легко различаются еще въ раннія стадіи эмбриональнаго развитія. Покровный слой въ нѣкоторыхъ мѣстахъ зародыша, напр. на головѣ, утолщается и состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ клѣтокъ; основной же листъ тамъ, гдѣ онъ ясно ограниченъ отъ покровнаго, всегда остается однослойнымъ.

Дальнѣйшія измѣненія кожи и развитіе кожного скелета совершаются послѣ исчезанія желточного пузыря. У трехмѣсячныхъ стерлядовъ весь накожный скелетъ уже развитъ и ничѣмъ не отличается отъ вполне развитаго скелета. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось вывести стерлядей далѣе трехнедѣльнаго срока. Такъ какъ я поэтому не могъ прослѣдить первыхъ стадій развитія кожного скелета, то я ограничусь въ этой главѣ описаніемъ скелета трехмѣсячной стерляди. Спинные и брюшные щитки сохраняютъ у стерлядей въ этомъ возрастѣ еще прежнія отношенія къ различнымъ слоямъ кожи и, такъ какъ развитіе щитковъ представляетъ большую аналогію съ развитіемъ зубовъ, то сопоставляя анатомическое строеніе кожного скелета трехмѣсячной стерляди съ извѣстными стадіями развитія зубовъ, мы въ состояніи будемъ, на основаніи строенія, сдѣлать извѣстные выводы и о развитіи кожного скелета.

Въ кожѣ стерлядей можно различить эпидермоидальный и кожный слой. Первый образуется изъ эктодермы; развитіе порога я не могъ прослѣдить; но, судя по аналогіи съ другими животными, нѣтъ сомнѣнія, что онъ происходитъ изъ мезодермы (и по всей вѣроятности изъ той части послѣдней, которая располагается между мускульными пластинками). Для уясненія себѣ способа образованія кожного скелета, я считаю удобнымъ изслѣдовать разрѣзы черезъ кожу, и именно въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ уже находятся костяные щитки, шипы и проч. костяныя образованія, появляющіяся въ кожѣ.

Фиг. 96 и 97 представляютъ два разрѣза черезъ кожу, въ мѣстахъ образованія кожного скелета; на фиг. 96 нарисованъ разрѣзъ черезъ боковой щитокъ, составляющій костяной покровъ для боковаго канала, на фиг. 97—раз-

рѣзъ черезъ одинъ изъ многихъ костяныхъ шишковъ, разсѣянныхъ по всей кожѣ стерляди, между большими щитками.

Эпидермоидальный слой кожи становится замѣтнымъ даже при изслѣдованіи препаратовъ невооруженнымъ глазомъ, благодаря присутствію въ немъ громаднаго количества слизистыхъ клѣтокъ (фиг. 96 и 99 Schz), составляющихъ довольно характерную особенность кожи осетровыхъ ганойдъ. Уже *Лейдигъ* <sup>(1)</sup> обратилъ вниманіе на присутствіе этихъ клѣтокъ у осетровъ и на аналогію, которую представляютъ въ этомъ отношеніи ганойды съ костистыми рыбами въ отличіе отъ селакій, у которыхъ эти слизистыя клѣтки являются въ гораздо меньшемъ количествѣ. Хотя *Гертвигъ* <sup>(2)</sup> и говоритъ, что у зародышей селакій слизистыя клѣтки довольно обыкновенны, но достаточно посмотрѣть рисунки разрѣзовъ кожи, приложенныя къ его сочиненію, чтобы убѣдиться въ томъ, что количество слизистыхъ клѣтокъ у селакій является ничтожнымъ, сравнительно съ количествомъ ихъ у стерлядей. *Гертвигъ* полагаетъ, что мы въ правѣ, на основаніи филогенетической послѣдовательности различныхъ классовъ рыбъ, разсматривать слизистыя клѣтки костистыхъ рыбъ, какъ унаслѣдованныя отъ селакій. Сравнительно-анатомическія и эмбриологическія факты едва ли говорятъ въ пользу этого предположенія. Между различными классами рыбъ наибольшее развитіе слизистыхъ клѣтокъ выпадаетъ на долю цикlostомъ, ганойдъ и костистыхъ рыбъ, а такъ какъ ганойды (какъ это будетъ доказано въ послѣд-

---

<sup>(1)</sup> *Leydig*. Anatomisch—hystolog. Unters. üb. Fische u. Reptilien стр. 34.

<sup>(2)</sup> *O. Hertwig*. Über Bau und Entw. der Placoidschuppen etc. *Jenaisch Zeitschr.* Bd. VIII стр. 335 и 336.



ней главѣ) и костистыя рыбы не могутъ быть разсматриваемы какъ непосредственные потомки селахій, то на существованіе слизистыхъ клѣтокъ у селахій мы скорѣе должны смотрѣть, какъ на остатокъ отъ общей для ганондъ и селахій коренной формы. У ганондъ и костистыхъ рыбъ развитіе слизистыхъ клѣтокъ достигаетъ весьма значительной степени, у селахій напротивъ находится въ состояніи регресса.

Въ эпидермисѣ стерлядей легко различаются два слоя: верхній (Schz. фиг. 96 и 97) и нижній (Msch. фиг. 96 и 97). Слизистыя клѣтки составляютъ наибольшую часть верхняго слоя эпидермиса, а нижній слой (фиг. 96 и 97 Msch) состоитъ изъ маленькихъ цилиндрическихъ клѣтокъ, хорошо окрашивающихся гематоксилиномъ и довольно тѣсно стоящихъ другъ къ другу. Кромѣ слизистыхъ клѣтокъ, въ верхнемъ слое находятся маленькія, также хорошо окрашивающіяся клѣтки, лежащія вокругъ слизистыхъ и имѣющія овальную форму. Верхній и нижній слой эпидермиса довольно ясно отличаются другъ отъ друга, благодаря различной величинѣ ихъ клѣтокъ и правильному однорядному расположенію клѣтокъ нижняго слоя. По всей вѣроятности, оба слоя соотвѣтствуютъ основному и покровному слоямъ экзодерма, которые какъ мы видѣли довольно рѣзко отличаются другъ отъ друга и у вылупившейся личинки. Верхній слой вѣроятно образуется изъ покровнаго, нижній изъ основнаго листовъ экзодерма.

Кожа (corium) молодыхъ стерлядокъ состоитъ, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ изъ волокнистой соединительной ткани. Волоконца очень тѣсно сплетаются другъ съ другомъ, лежатъ въ горизонтальномъ направленіи и образуютъ довольно плотную ткань въ которой безъ редгентовъ

невозможно видѣть клѣтокъ. При дѣйстви уксусной вислоты проявляются клѣтки, которыя находятся однако въ нижнихъ слояхъ кожи въ довольно незначительномъ количествѣ. Въ общемъ, кожный слой представляетъ незначительную толщину, не превышающую толщину эпидермидальнаго слоя. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи, онъ все болѣе и болѣе уплотняется вслѣдствіе того, что волокна его лежатъ ближе другъ къ другу, чѣмъ на границѣ съ эпидермисомъ. Периферическая часть кожного слоя напротивъ представляетъ гораздо болѣе рыхлую ткань, съ болѣе прозрачнымъ межклѣточнымъ веществомъ и съ большимъ количествомъ клѣтокъ. Въ тѣхъ мѣстахъ кожи, которыя лежатъ между кожнымъ скелетомъ, она является въ видѣ чрезвычайно тонкаго слоя, могущаго легко остаться незамѣченнымъ, если бы онъ не утолщался въ тѣхъ мѣстахъ гдѣ находятся кожный скелетъ; подъ щитками и шипиками (фиг. 96 и 97 Pcr) напротивъ она представляетъ весьма значительныя утолщенія въ видѣ бугровъ, которыя становятся тоньше въ краямъ щитковъ. Чѣмъ больше щитокъ, тѣмъ болѣе это утолщеніе и тѣмъ яснѣе отношеніе этого утолщенія къ остальнымъ частямъ кожи. Поэтому для болѣе подробнаго изслѣдованія этой, весьма важной для кожного скелета части кожи, надо выбирать разрѣзы большихъ щитковъ. Однимъ изъ весьма удобныхъ объектовъ въ этомъ отношеніи могутъ служить боковые щитки.

Боковой щитокъ представляетъ овальную костяную пластинку, лежащую тотчасъ подъ эпидермисомъ, заостренную въ видѣ конуса по срединѣ и имѣющую вслѣдствіе этого на поперечныхъ разрѣзахъ трехъугольную форму (фиг. 96 Sch) Основаніе боковыхъ щитковъ обыкновенно тоньше верхушки). Подъ рядомъ боковыхъ щитковъ, какъ извѣстно,

проходить боковой каналъ, который обхватывается со всѣхъ сторонъ костяными щитками, образующими вмѣстѣ костяную трубку, отвѣчающую по объему боковому каналу и составляющую его скелетъ. Для образованія этого костяного выстилка, отъ наружныхъ пластинкозъ щитка отходят отростки внутрь, которые и охватываютъ боковой каналъ снизу. Въ мѣстахъ прохожденія вѣтвей нерва къ боковому каналу, эти отростки не сходятся и образуютъ трубку, черезъ которую проходитъ нервъ (фиг. 96 N).

Боковой щитокъ покоится на утолщеніи кожного слоя, о которомъ была рѣчь впереди и которое подъ большими боковыми щитками чрезвычайно сильно развито (фиг. 96 Pcg). На поперечныхъ разрѣзахъ можно легко убѣдиться, что это утолщеніе состоитъ изъ соединительной ткани, характеризующейся сильнымъ развитіемъ межклеточнаго вещества, чистыхъ элементовъ и напротивъ слабымъ развитіемъ волоконъ. При этомъ, волоконца, которыя въ кожномъ слое имѣютъ горизонтальное направленіе, въ подщитковомъ бугрѣ мѣняютъ его. Они направляются своими концами вверхъ, внутрь бугра и образуютъ тамъ сѣть, между петлями которой очень легко можно видѣть большое количество клетокъ. Переходъ отъ плотной соединительной ткани въ рыхлую совершается не вдругъ. На нижней границѣ подщитковаго бугра можно уже замѣтить измѣненіе въ направленіи волоконъ и, обусловленное имъ, разрыхленіе ткани; по мѣрѣ удаленія снизу вверхъ, это разрыхленіе становится сильнѣе, наконецъ, въ верхней части бугра можно уже видѣть негустую сѣть волоконъ и, напротивъ, большое количество соединительнотканыхъ ячеекъ. Этотъ подщитковый бугоръ и составляетъ главный матеріалъ для образованія щитка, какъ это показываетъ 1) аналогичное развитіе зубовъ у стер-

ляди и 2) аналогичное съ этимъ образованіе плакоидныхъ чешуекъ селахій. На описываемомъ препаратѣ (фиг. 96), между подщитковымъ бугромъ и костяною пластинкою щитка, находится пластинка соединительной ткани (фиг. 96 Os), въ которой волоконцеъ нельзя уже замѣтить и которая вѣроятно готовится въ переходу въ костное вещество. Въ пользу такого перехода говорить то, что внутренніе края костяныхъ пластинокъ щитка въ этомъ мѣстѣ зазубрены, а нѣкоторыя клѣтки соединительной ткани находятся въ выемкахъ костнаго вещества, т. е. охватываются имъ. Такая же ткань наполняетъ пространство между боковымъ каналомъ и футляромъ, образуемымъ для него со стороны боковаго щитка. Въ заключеніе, я долженъ замѣтить что подщитковый бугоръ представляетъ главное мѣсто скопленія пигментныхъ клѣтокъ.

Маленькія костяные шипики, разбросанные въ различныхъ мѣстахъ кожи, между большими щитками устроены въ общихъ чертахъ аналогично съ описаннымъ строеніемъ боковыхъ щитковъ. Они представляютъ однако нѣкоторую разницу въ частности, касающихся эпидермоидальнаго слоя; кожный же слой представляетъ тѣ же отношенія къ костному шипу, какъ и въ боковыхъ чешуйкахъ. Костяной шипикъ (фиг. 97 Sch) сидитъ на особомъ бугоркѣ, который составляетъ утолщеніе периферической части кожного слоя и отличается также большимъ количествомъ ячеистыхъ элементовъ и отсутствіемъ волокнистости въ межклѣтномъ веществѣ. Въ этомъ бугрѣ находятся пигментныя клѣтки. Что касается формы самаго шипа, то она вполне соотвѣтствуетъ формѣ боковыхъ щитковъ. Въ шипикахъ также какъ и въ щиткахъ можно различить основную расширенную пластинку и заостренную среднюю коническую часть. Эти обѣ части не такъ рѣзко разграни-

чены въ щиткахъ, какъ въ шипякахъ. Основаніе шипика плотно сидитъ на кожномъ бугоркѣ, верхушка же направляется вверхъ, нѣсколько изгибается впередъ и прикрыта боковыми слоями эпидермиса; въ описываемой стадіи развитія она плотная.

Эпидермисъ, покрывающій костяной шипикъ съ его пластинкою, состоитъ, какъ и вездѣ, изъ двухъ слоевъ, характеризующихся описанными выше признаками, но отношеніе этихъ слоевъ къ постоянному шипику нѣсколько иное, чѣмъ въ боковыхъ щиткахъ. Эпидермисъ, налегающій на основную костяную пластинку шипа представляетъ совершенно развитыя слизистыя клѣтки и, также хорошо развиты, нижній слой цилиндрическихъ клѣтокъ. При переходѣ пластинки въ шипъ, оба слоя эпидермиса нѣсколько измѣняются. Слизистыя клѣтки исчезаютъ и мѣсто ихъ занимаютъ маленькія клѣтки верхняго слоя эпидермиса, располагающіяся въ другихъ мѣстахъ между слизистыми клѣтками. Вслѣдствіе исчезанія слизистыхъ клѣтокъ, эпидермисъ становится на верушкѣ шипика гораздо тоньше, чѣмъ у его основанія. Нижній слой, налегающій сверху на основную пластинку шипа, при переходѣ пластинки въ шипъ образуетъ вокругъ шипа чехликъ, стѣнки котораго нѣсколько отстаютъ отъ костяного шипа, а верхушка соприкасается съ сплюснутыми клѣтками верхняго слоя эпидермиса. (фиг. 97 Schk.) Чехликъ, происходящій изъ нижняго слоя эпидермиса, имѣетъ весьма важное морфологическое значеніе; роль его выяснится при сравненіи развитія зубовъ съ развитіемъ кожного скелета у стерляди и селакій, и мы вернемся къ нему еще впоследствии. Теперь же я только замѣчу, что клѣтки чехлика отличаются отъ клѣтокъ нижняго слоя эпидермиса нѣсколько болѣе сплюснутой формой.

Наши свѣдѣнія объ анатомическомъ строеніи кожи и кожного скелета осетровыхъ рыбъ обогатились въ послѣднее время прекраснымъ изслѣдованіемъ *О. Гертвига* <sup>(1)</sup>. *О. Гертвигъ* изслѣдовалъ кожный скелетъ и кожу стерлядей отъ 12—30 см. длины, слѣдовательно такихъ, которыя по возрасту значительно превышаютъ наиболѣе взрослую стерлядь, изслѣдованную мною. У такихъ стерлядей кожный скелетъ совершенно уже развитъ, слѣдовательно о развитіи его *Гертвигъ* долженъ былъ судить отчасти по аналогіи съ изслѣдованными имъ же костистыми рыбами и селакіями, отчасти по нѣкоторымъ особенностямъ дефинитивнаго строенія скелета. Отсюда понятно, что нѣкоторые выводы этого ученаго являются нѣсколько преждевременными и я считаю излишнимъ, прежде нежели мы перейдемъ къ изслѣдованію развитія зубовъ и сравненію развитія послѣднихъ съ различными формами кожного скелета, вкратцѣ сообщить результаты *Гертвиговскаго* изслѣдованія и тѣ пункты, въ которыхъ его выводы расходятся съ моими. *Гертвигъ* даетъ совершенно вѣрное описаніе кожного слоя покрововъ стерляди и различаетъ въ немъ тѣ же слои, которые были выше описаны мною. Нижній слой состоитъ по *Гертвигу* изъ перекрещивающихся горизонтальныхъ пластинокъ соединительной ткани и вертикальныхъ пучковъ волоконъ (loc cit. стр. 48); верхній, который онъ называетъ подэпителиальнымъ слоемъ, является въ видѣ тонкаго слоя рыхлой ткани. Такъ какъ *Гертвигъ* изслѣдовалъ стерлядь такого возраста, когда большая часть кожного скелета уже образовалась, то онъ по видимому незамѣтилъ утолщеній рыхлаго слоя кожи которыя я назвалъ подщитковыми буграми и которыя мало

---

<sup>(1)</sup> *O. Hertwig. Über das Hautskelet der Fische (Morph. Jahrbuch. Bd. II.)*

по малу превращаются въ костное вещество. Затѣмъ, ему остался неизвѣстнымъ и эпидермоидальный чехликъ, который охватываетъ шипики и который имѣетъ весьма важное значеніе для выясненія себѣ гомологіи между окостенѣніями кожи и слизистой оболочки рта (зубами). Отсутствіемъ наблюденія раннихъ стадій развитія кожного скелета можно себѣ объяснить то заключеніе *Гертвига*, что у осетровъ „не существуетъ той однородности въ окостенѣніяхъ кожи и слизистой оболочки рта, которое является у селяхій“ (loc. cit. стр. 62). Отсутствіе однородности *Гертвигъ* видитъ въ недостаткѣ нѣкоторыхъ такихъ частей въ каждомъ скелетѣ, которыя являются въ зубахъ. Такъ напр. въ зубахъ, находящихся на жаберныхъ дугахъ взрослыхъ стерлядей онъ нашелъ эмалевый слой и дентиновые трубочки, тогда какъ въ костяныхъ щиткахъ кожи этихъ частей не находится. Подобнаго рода различія въ строеніи зубовъ и кожныхъ щитковъ и чешуекъ попадаются весьма часто между различными представителями одного и того же класса рыбъ и представляютъ вторичныя измѣненія, которыя конечно не такъ важны, какъ сходство въ самомъ типѣ развитія, въ однородности развитія кожного скелета на различныхъ частяхъ тѣла. Выходя изъ того основнаго положенія, что кожный скелетъ селяхій представляетъ примитивную форму, изъ которой путемъ вторичныхъ измѣненій происходятъ различныя другія формы кожного скелета костистыхъ рыбъ и ганойдъ, *Гертвигъ* ставитъ въ число признаковъ примитивной формы такіе, какъ напр. существованіе эмали, присутствіе дентиновыхъ трубочекъ, которые сами по себѣ могутъ быть приняты за вторичныя измѣненія. На этомъ основаніи разрѣшая вопросъ: слѣдуетъ ли кожные щитки осетровыхъ рыбъ выводить изъ кожныхъ зубовъ сомовыхъ рыбъ, или обратно? *Гертвигъ* приходитъ къ заключенію въ пользу примитивности

зубовъ сомовыхъ рыбъ сравнительно съ щитками осетровыхъ. Ошибочность подобнаго заключенія очевидна уже изъ того, что хрящевыя гапонды во всѣхъ другихъ отношеніяхъ представляютъ болѣе примитивныя формы, чѣмъ костистыя рыбы. Причина ошибки заключается въ основномъ положеніи, изъ котораго выходитъ Гертвигъ и которое, какъ увидимъ, не находитъ подтвержденія и относительно всѣхъ другихъ частей организаціи селахій, по сравненіи ихъ съ другими рыбами. Правильность выводовъ изъ эмбриологическихъ фактовъ можетъ быть достигнута тогда, когда въ основѣ сравненія лежатъ точныя эмбриологическіе факты; въ данномъ случаѣ мы должны прежде всего обратить вниманіе на самый процессъ развитія щитковъ и зубовъ у давныхъ представителей извѣстнаго класса рыбъ и на тѣ составныя части, изъ которыхъ слагается зачатокъ этихъ кожныхъ образований. Для насъ въ данномъ случаѣ важно существованіе въ зачаткѣ щитка тѣхъ частей кожного и эпидермоидальнаго слоевъ, которыя участвуютъ въ образованіи зуба, а именно частей соотвѣтствующихъ зубному сосочку, или зачатку дентика селахій и эмалевой оболочкѣ. Мы увидимъ далѣе, что въ зачаткѣ шишниковъ (кожныхъ зубовъ) костистыхъ рыбъ существуютъ эти составныя части. Если дальнѣйшее развитіе этихъ частей и идетъ у различныхъ порядковъ, или въ различныхъ частяхъ тѣла представителей одного и того же порядка различно, — то такіа различія мы должны рассматривать какъ второстепенныя отклоненія отъ первоначальнаго типа. Въ основѣ сравненія должны находиться примитивныя, общія гсѣмъ, явленія развитія. Примѣняя этотъ принципъ къ настоящему случаю, мы должны согласиться съ Гертвигомъ въ томъ, что за примитивную форму кожного скелета слѣдуетъ принять костяную пластинку съ однимъ шипомъ, подобную нарисованной на



фигурѣ 97. Эта форма по своему развитію имѣетъ большое сходство съ зубами стерляди, съ кожными зубами сомовъ и плакондными чешуйками селакій. Что касается предположенія Гертвига, что боковые щитки образуются черезъ слияніе первичныхъ однозубчатыхъ формъ чешуекъ, то этотъ вопросъ должны разрѣшить будущіе изслѣдователи, которыхъ посчастливится наблюдать болѣе раннія стадіи развитія стерляжьего кожного скелета. Я не могу однако не обратить вниманіе на то, что главныя существенныя мѣны развитія боковыхъ щитковъ совершенно сходны съ тѣми, которыя характеризуютъ развитіе шипиковъ и зубовъ лавоидъ и селакій, принимаемыхъ за примитивныя формы кожного скелета. Для того чтобы убѣдиться въ этомъ, слѣдуетъ сравнить развитіе этихъ частей кожного скелета между собою и съ развитіемъ отлично изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи плакондныхъ чешуекъ и зубовъ селакій.

По изслѣдованіямъ Гертвига (<sup>1</sup>) кожный слой молодыхъ, не имѣющихъ еще и зачатка кожного скелета, зародышей *Acanthias vulgaris* состоитъ изъ двухъ слоевъ: нижняго волнистаго (или слоистаго) и верхняго, который онъ называетъ неслоистой соединительною тканью. Образование чешуйки начинается скопленіемъ вѣтковъ въ верхнемъ слое кожи и образованіемъ подъ эпидермисомъ возвышенія, которое и составляетъ первый зачатокъ чешуйки. Возвышеніе это приподнимаетъ лежащій сверху его нижній слой цилиндрическихъ вѣтковъ эпидермиса и растетъ въ видѣ бугра заложеннаго въ массѣ верхняго слоя эпидермиса. Между кожей и эпидермисомъ находится тонкая безструктурная ба-

---

(<sup>1</sup>) O. Hertwig. Über Bau u. Entwickl. der Placoidschuppen etc (Jenaisch. Zeitschrift. Bd. 8.)

зильная перепонка. Такимъ образомъ плакондная чешуйка происходитъ 1) изъ сосочка (зачатокъ дентина Гертв.) со стороны кожного слоя покрововъ селакій 2) изъ эпителиального чехлика (эмальной оболочки Гертв.), который образуется со стороны эпидермиса“. (loc. cit. стр. 362). Первая изъ этихъ частей даетъ начало дентину, выдѣляя его своими поверхностными клѣтками, при чемъ клѣтки, проникающія своими отростками въ массу дентина, образуютъ такъ называемую одонтобласты. Вторая выдѣляетъ эмаль, которая появляется ранѣе другихъ твердыхъ частей зуба. Базальная перепонка превращается въ такъ называемую эмальную надвожицу. Наконецъ цементъ образуется независимо отъ зачатковъ зуба, черезъ окостѣненіе окружающихъ частей соединительной ткани.

При сравненіи щитковъ стерляди въ описанной стадіи развитія съ зачаткомъ чешуекъ селакій, нетрудно найти аналогичныя части въ обѣихъ этихъ образованіяхъ. У стерлядей соединительная ткань кожного слоя также распадается на два слоя, изъ которыхъ верхній образуетъ возвышеніе, на которомъ въ описанной стадіи лежитъ основаніе шипика или щитка. Это возвышеніе соотвѣтствуетъ конечно сосочку кожи (зачатку дентина). Нижній слой эпидермиса образуетъ вокругъ шипика оболочку, или чехликъ, который, хотя не играетъ такой роли, какъ у селакій т. е. не выдѣляетъ эмали, но, по способу своего образованія и отношенію къ шипику, гомологиченъ эмалевой оболочкѣ селакій. У стерлядей судьба этихъ зачатковъ нѣсколько иная, чѣмъ у селакій, какъ какъ у послѣднихъ образованіе твердыхъ частей зуба происходитъ гораздо сложнѣе, чѣмъ у ганондъ; у нихъ образуется дентиновые трубочки, эмаль, эмальная оболочка и цементъ, тогда какъ у стерлядей является въ чешуйкахъ только одна ткань, которая соотвѣтствуетъ дентину. Ба-

зальной оболочки и зачатка цемента я у стерлядей найти не могъ.

Изъ приведеннаго сейчасъ сравненія между накожнымъ скелетомъ стерлядей и селакій выходитъ, что развитіе его у тѣхъ и другихъ совершается по одному и тому же типу и что разница между этими двумя формами скелета выражена во вторичныхъ измѣненіяхъ, одинаковаго для обѣихъ формъ, зачатка. Къ такимъ вторичнымъ измѣненіямъ надо причислить развитіе всѣхъ тѣхъ твердыхъ частей зуба, которыя являются у селакій и отсутствуютъ у ганондъ, какъ эмаль, дентиновыя трубочки и цементъ. Всѣ эти части зубовъ составляютъ дальнѣйшіе продукты дифференцированія зубнаго зачатка и притомъ такіе, которые мы въ такой или нѣсколько видоизмѣненной формѣ встрѣчаемъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Спрашивается: вправѣ ли мы смотрѣть на накожный скелетъ селакій, какъ на примитивную форму относительно скелета ганондъ, или на оборотъ? Я полагаю, что отвѣтъ прямо вытекаетъ изъ фактовъ, между которыми ни одинъ не говоритъ въ пользу того, чтобы отсутствіе названныхъ твердыхъ частей зуба служило бы указаніемъ на утрату ихъ во время дальнѣйшихъ измѣненій и на существованіе ихъ у болѣе примитивныхъ формъ. Въ каждомъ скелетѣ селакій мы видимъ высшій типъ развитія сравнительно съ осетровыми ганоидами. Этотъ же высшій типъ по отношенію къ развитію стерляди, въ еще большей степени, выраженъ у селакій въ развитіи зубовъ.

## 2. Развитіе зубовъ.

Развитіе зубовъ у стерлядей начинается гораздо раньше кожного скелета; къ концу первой недѣли развитія уже можно видѣть зачатки зубовъ, а ко времени исчезанія

желточного пузыря—зубы готовы <sup>(1)</sup>). Самая ранняя стадія развитія, которую мнѣ приходилось наблюдать, относится къ тому періоду развитія рыбокъ, когда въ нихъ появляются первые признаки образованія хрящеваго скелета. Фиг. 98 представляетъ продольный разрѣзъ черезъ нижнюю стѣнку полости рта вмѣстѣ съ прилежащими частями мезодерма, въ которыхъ уже начинается хондрификація для образованія нижней челюсти. Зачатокъ послѣдней, хотя еще далеко не превратился въ хрящъ, легко отличается отъ окружающихъ частей ткани мезодерма по особому расположенію клѣтокъ. Въ периферической части мезодерма, прилегающей къ экзодерму, клѣтки располагаются параллельно верхнему зародышевому листу и связаны небольшимъ количествомъ межклетнаго вещества. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи, количество межклетнаго вещества увеличивается, хотя по краямъ зачатка нижней челюсти клѣтки все еще имѣютъ расположеніе параллельное поверхности разрѣза. По краямъ зачатка нижней челюсти (меккелева хряща) (фиг. 98 Мх) клѣтки располагаются подъ острымъ угломъ къ продольной оси зачатка, а въ срединѣ онѣ ложатся почти перпендикулярно къ его продольной оси. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи зачатка нижней челюсти къ центру, количество межклетнаго вещества увеличивается. Межклетное вещество хондрифицирующейся ткани неспособно въ такой степени окрашиваться реагентами (пикрокарминомъ, гематоксилиномъ) какъ остальная часть мезодерма, вслѣдствіе чего на препаратахъ начало хондрификаціи узнается очень легко даже при слабыхъ увеличеніяхъ.

---

<sup>(1)</sup> Прежде я полагалъ, что у стерлядей зубы роговые (см. мое предварительное сообщеніе въ приложеніи къ протоколу 97 засѣд. Общ. Естеств. въ Казани). Въ настоящее время я долженъ исправить это ошибочное заключеніе.

Зачатокъ зуба лежитъ сверху зачатка нижней челюсти и состоитъ изъ двухъ частей, изъ которыхъ одна происходитъ изъ мезодерма, другая изъ экзодерма. Периферическій слой мезодерма образуетъ бугорокъ, (фиг. 98 Dk), который можетъ быть названъ *зубнымъ сосочкомъ*, такъ какъ онъ соответствуетъ зубному сосочку другихъ животныхъ и по своему развитію и по своей дальнѣйшей судьбѣ. Сверху зубной сосочекъ, равно какъ и весь мезодермъ нижней челюсти, прикрывается экзодермомъ (фиг. 98, Ex, Ex'), который состоитъ изъ двухъ слоевъ. Верхній слой экзодерма состоитъ въ большей своей части изъ одного слоя клѣтокъ; въ некоторыхъ мѣстахъ онъ однако утолщается и въ этихъ утолщеніяхъ можно замѣтить два ряда клѣтокъ. Въ большинствѣ случаевъ эти утолщенія происходятъ въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ образуются такъ называемые *кубкообразные органы* (фиг. 98, 100 Bgo), которые образуются какъ утолщенія нижняго слоя эпидермиса. Въ пользу участія нижняго слоя говорятъ такіе препараты какъ фиг. 98, на которыхъ нижній слой, въ мѣстѣ образованія кубкообразнаго органа прерывается и клѣтки его присоединяются къ группамъ клѣткамъ верхняго слоя. Нижній слой эпидермиса состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ, имѣющихъ въ описываемой стадіи развитія кубическую форму и мало чѣмъ отличающихся отъ клѣтокъ верхняго слоя. Прилегая плотно къ поверхности мезодерма, экзодермъ, и главнымъ образомъ нижній его слой; одѣваетъ всѣ неровности послѣдняго; онъ поднимается надъ зубнымъ сосочкомъ и образуетъ нѣчто вродѣ чехлика (фиг. 98 Zh), который можетъ быть названъ *зубнымъ чехликомъ*. Зубной сосочекъ съ чехликомъ выдается надъ поверхностью эпидермиса въ видѣ весьма невысокаго бугорка. Вслѣдствіе этого зубы на неокрашенныхъ и непросвѣтленныхъ препаратахъ снаружи незамѣтны.

Что касается гистологического строения зубного сосочка и зубного чехлика, то строение послѣдняго было уже описано. Зубной сосочекъ состоитъ изъ большихъ клѣтокъ похожихъ на эпителиальныя, имѣющихъ многогранную форму и тѣсно сближенныхъ другъ съ другомъ. При основаніи сосочка, клѣтки сплющиваются и мало по мало принимаютъ плоскую форму сходную съ формою клѣтокъ периферической части мезодерма. Переходъ клѣтокъ сосочка въ клѣтки мезодерма на разрѣзахъ весьма ясенъ.

Сравнивая строение кожного скелета съ описанною стадіею развитія зубовъ, нетрудно замѣтить, что зачатки обѣихъ этихъ образований чрезвычайно сходны между собою. Зубной сосочекъ соотвѣтствуетъ каждому бугорку, лежащему подъ костянымъ шишкомъ, или чешуйкою; зубной чехликъ—эпителиальному чехлику шипа. Дальнѣйшіе дериваты этихъ зачатковъ въ развитомъ зубѣ также соотвѣтствуютъ частямъ кожного скелета. Зубной сосочекъ (зачатокъ дентина) выдѣляетъ дентинъ; что касается зубного чехлика, то хотя вѣрно, что онъ играетъ главнымъ образомъ роль покрова зачатка зуба, но можетъ быть онъ и принимаетъ участіе въ образованіи твердыхъ частей зуба, въ отличіе отъ эпителиального чехлика шипа, который твердыхъ образований по себѣ не оставляетъ.

Первые слѣды выдѣленія дентина становятся замѣтными на второй педѣлѣ жизни стерляди. На поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ этой стадіи развитія, зубной чехликъ съ прилегающими къ нему верхнимъ слоемъ эпидермиса очень часто снимается съ зачатка зуба, какъ это видно на фиг. 99, представляющей часть продольнаго разрѣза нижней челюсти 2-педѣльной стерляди. На обнаженномъ такимъ образомъ зубѣ можно очень ясно видѣть какъ слой дентина (фиг. 99 D), такъ и зубной сосочекъ, который со

стоитъ почти изъ такихъ же клѣтокъ, какъ и въ предыдущей стадіи развитія. Разница заключается только въ томъ, что между клѣтками находится большее количество межклеточнаго вещества. Весь зачатокъ зуба измѣняетъ нѣсколько свою форму, становится болѣе заостреннымъ и направляется острою верхушкою внутрь полости рта. Дентинъ имѣется въ этой стадіи развитія въ видѣ очень тонкаго слоя, немного утолщающагося на кончикѣ зуба. Къ концу третьей недѣли (фиг. 100), у такихъ рыбокъ, у которыхъ желокъ совершенно исчезъ, дентинъ образуется окончательно, онъ является въ видѣ довольно толстаго слоя однороднаго блестящаго вещества. При изслѣдованіи зубовъ при сильномъ увеличеніи, я не могъ найти въ дентинѣ никакой структуры и считаю себя въ правѣ утверждать, что въ зубахъ молодыхъ стерлядей дентинъ не имѣетъ дентиновыхъ трубочекъ, описанныхъ *О. Гертвигомъ* (Loc cit. стр. 62 Taf. XIX фиг. 11) на зубахъ жаберныхъ дугъ. *О. Гертвигъ* описываетъ также на верхушкѣ такихъ зубовъ слой эмали, въ присутствіи котораго онъ убѣдился дѣйствіемъ соляной кислоты. На челюстныхъ зубахъ молодыхъ рыбокъ, кончикъ зуба, безъ дѣйствія реактивовъ, ничѣмъ по наружному виду не отличается отъ остальной массы дентина, и на этомъ основаніи я полагалъ, что на такихъ зубахъ не существуетъ эмаливого слоя. Дѣйствіе же крѣпкой соляной кислоты производитъ въ зубахъ нѣкоторыя измѣненія, о которыхъ я долженъ упомянуть, такъ какъ онѣ указываютъ на существованіе эмаливого слоя, который по причинѣ незначительной величины зуба, а слѣдовательно и по причинѣ своей незначительной толщины, можетъ быть незамѣтнымъ. При дѣйствіи соляной кислоты форма зуба нѣсколько измѣняется: 1) кончикъ зуба вмѣсто остраго становится тупымъ и 2) резко отдѣляется пережимомъ отъ остальной поверхности

зуба (фиг. 100 А). Эти измѣненія могутъ быть объяснены тѣмъ, что, вслѣдствіе дѣйствія соляной кислоты, периферическій слой, надѣтый на верхушку дентина, растворяется и оставляетъ поверхность дентина обнаженною. Если это такъ, то вещество одѣвающее кончикъ зуба, по своимъ химическимъ свойствамъ (отношенію къ крѣпкой соляной кислотѣ) вполне подходитъ къ эмалевому слою, находящемуся на плакоидныхъ чешуйкахъ селахій<sup>(1)</sup>. Для большей наглядности, я обозначилъ границы зуба, до дѣйствія на него соляной кислотой, пунктиромъ (фиг. 100 А).

Зубной чехликъ, во время описанныхъ измѣненій зубнаго зачатка, также представляетъ довольно важныя измѣненія. Клѣтки его, которыя въ началѣ развитія имѣютъ кубическую форму, значительно вырастаютъ и становятся цилиндрическими. При этомъ на верхней части чехлика клѣтки гораздо больше чѣмъ на нижней; можетъ быть разница въ длинѣ ихъ обусловливается различною степенью издѣятельности, если верхнія клѣтки выделяютъ эмаль, а нижнія нѣтъ. Къ концу развитія зуба замѣчаются въ зубномъ чехликѣ явленія, обратныя только что описаннымъ; клѣтки становятся меньше, и готовый зубъ прорываетъ наконецъ верхушку зубнаго чехлика и выдвигается своимъ заостреннымъ концомъ въ кожный слой, въ которомъ теперь онъ лежитъ. На фиг. 100 представлены два зуба въ описанныхъ стадіяхъ развитія: одинъ, въ которомъ еще зубной чехликъ находится въ періодъ утолщенія, другой—въ которомъ онъ уже прорвалъ верхушкою зуба.

(<sup>1</sup>) *O. Hertwig. Üb. Bau und Entw. der Placoidschuppen (Jen. Zeitsch. Bd. VIII. стр. 343—345).*



Положеніе зубовъ въ стадіи, нарисованной на фиг. 100, значительно отличается отъ предыдущей стадіи развитія, какъ это можно замѣтить уже при первомъ взглядѣ на рисунокъ. Зубы лежатъ здѣсь въ массѣ кожного слоя или соединительной ткани, и зубные чехлики не связаны слоемъ эпидермиса, а расположены отдѣльно вокругъ каждаго зуба. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось изслѣдовать промежуточныхъ стадій развитія и опредѣлить точнѣе причину этихъ измѣненій. Судя по сравненію фиг. 99 и 100, надо полагать, что въ известный періодъ развитія зубные чехлики отдѣляются другъ отъ друга, а вслѣдствіе разрастанія соединительной ткани, зубы закрываются совершенно послѣднею и располагаются въ массѣ кожного слоя глубже, чѣмъ это было раньше. Въ пользу разрастанія соединительной ткани и, высказаннаго сейчасъ, предположенія относительно вліянія этого разрастанія на положеніе зубовъ говоритъ то обстоятельство, что кубкообразные органы (фиг. 100 Bго) располагаются теперь также большею своею частью въ массѣ кожного слоя.

Окончивъ описаніе развитія зубовъ и кожного скелета, я не вижу особенной надобности останавливаться на сходствѣ въ развитіи тѣхъ и другихъ органовъ. Факты довольно краснорѣчиво говорятъ въ пользу гомологіи частей кожного и ротового скелетовъ, которая въ частностяхъ уже указана мною выше. Зубы развиваются совершенно аналогично съ кожнымъ скелетомъ. Въ образованіи ихъ, какъ и въ образованіи частей кожного скелета, принимаетъ участіе сосочекъ, происходящій изъ средняго зародышеваго листа и эпителиальный покровъ, происходящій изъ верхняго листа. Первый даетъ начало твердымъ частямъ зуба, второй: или является безъучастнымъ въ образованіи твердыхъ частей, или же въ незначительномъ количествѣ

образуетъ безструктурный эмалевый слой, существованіе котораго доказано на дефинитивныхъ зубахъ Гертвигомъ и становится вѣроятнымъ въ эмбриональныхъ зубахъ, согласно моимъ изслѣдованіямъ.

Сравненіе исторіи развитія зубовъ стерляди и селакій съ развитіемъ у нихъ чешуекъ показываетъ, что у стерлядей зубы и чешуйки гораздо болѣе сходны другъ съ другомъ чѣмъ у селакій. У селакій, согласно превосходнымъ наблюденіямъ О. Гертвига (<sup>1</sup>), развитіе зубовъ начинается образованіемъ плотнаго отростка эпителія полости рта, который растетъ въ массу соединительной ткани слизистой оболочки рта и представляетъ зачатокъ для нѣсколькихъ рядовъ зубовъ. Ничего подобнаго не замѣчается при развитіи плакоидныхъ чешуекъ, образованіе которыхъ начинается сосочкообразными утолщеніями кожного слоя, образующими зачатокъ дентина. У стерлядей эта послѣдняя форма развитія сохраняется какъ при развитіи чешуекъ, такъ и при развитіи зубовъ. *Гертвигъ* (<sup>2</sup>) совершенно справедливо замѣчаетъ, что зубы селакій не представляютъ первоначальнаго характера, и, если мы принимаемъ гомологію между зубами и различными частями покрововъ, то должны предположить существованіе болѣе индифферентнаго состоянія зубовъ и покрововъ, при которомъ какъ тѣ такъ и другіе одинаковы по своимъ качествамъ и при которомъ не существуетъ приспособленія для пополненія зубовъ (*Ersatzeinrichtungen*). Такое примитивное состояніе зубовъ встрѣчается у стерлядей, гдѣ, какъ мы видѣли развитіе зубовъ и чешуекъ (шпиковъ) аналогично до мельчайшихъ подробностей. На этомъ

---

(<sup>1</sup>) *O. Hertwig. Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen etc. (Jen. Zeitschr. Bd. VIII).*

(<sup>2</sup>) *loc. cit.* стр. 394.

основаніи, развитіе зубовъ у стерлядей въ морфологическомъ отношеніи чрезвычайно важно: оно представляетъ коренную эмбриональную форму, изъ которой путемъ различныхъ видоизмѣненій могутъ быть выведены различныя формы развитія зубовъ другихъ животныхъ.

Выходя изъ примитивной формы, въ которой зубы (какъ у стерляди) совершенно походятъ на части кожного скелета, мы аргіюгѣ уже можемъ предположить, что при сравнительно-морфологическомъ изслѣдованіи мы встрѣтимся съ гораздо большими измѣненіями зубовъ, чѣмъ частей кожного скелета. Зубы, кромѣ функціи защиты, представляютъ органы измѣненія добычи и весьма важныя органы для механической обработки пищи въ полости рта. Эта послѣдняя, и при томъ самая важная, функція зубовъ даетъ поводъ къ заключенію, что зубы будутъ стираться скорѣе, чѣмъ различныя части кожного скелета, которыя играютъ только роль охранительныхъ органовъ. Предполагая болѣе дѣятельное потребленіе зубовъ, чѣмъ чешуекъ кожного скелета, мы конечно въ то же время должны предположить и болѣе энергическую заміну ихъ, сравнительно съ чешуйками, и слѣдовательно и такія приспособленія при развитіи, которыя бы обеспечивали непрерывное замѣщеніе потребленныхъ зубовъ новыми. Такія приспособленія мы въ дѣйствительности и встрѣчаемъ въ различныхъ зачаткахъ резервныхъ зубовъ. *О. Гертвиг* (<sup>1</sup>), выходя изъ предположенія о необходимости такихъ резервныхъ приспособленій, совершенно вѣрно объясняетъ отличія въ развитіи зубовъ салахій отъ другихъ кожныхъ образований. Онъ рассматриваетъ углубленіе зубнаго зачатка внутри какъ приспособленіе, вызванное дѣятельнымъ замѣщеніемъ

---

(<sup>1</sup>) *loc. cit.* стр. 389.

зубовъ. Эта идея, безспорно вѣрная въ общихъ основаніяхъ, получаетъ дальнѣйшее развитіе при сравнительно анатомическомъ изслѣдованіи. Резервныя приспособленія при развитіи зубовъ не у всѣхъ животныхъ одинаковы и далеко не у всѣхъ совершаются въ той формѣ, въ которой мы ихъ встрѣчаемъ у селакій. Благодаря обширнымъ изслѣдованіямъ *О. Гертвига* и, главнымъ образомъ, *Томза* <sup>(1)</sup>, исторія развитія зубовъ у различныхъ животныхъ извѣстна довольно подробно. Наиболѣе простыя резервныя приспособленія встрѣчаются у костистыхъ рыбъ; у нихъ всѣ зубы, какъ первые, такъ и позднѣйшіе, образуются совершенно одинаково. По описанію Томза, первый зачатокъ зуба появляется въ видѣ эмалеваго зачатка, который какъ для первичныхъ, такъ и для замѣщающихъ зубовъ (*Ersatzzähne*), происходитъ непосредственно изъ эпителия полости рта. Костистыя рыбы стоятъ въ этомъ отношеніи ближе всѣхъ остальныхъ позвоночныхъ къ примитивному состоянію зубовъ стерлядей. Образование вторичныхъ зубовъ у остальныхъ позвоночныхъ всегда связано съ существованіемъ особаго зачатка, являющагося въ формѣ эпителиальнаго отростка, дающаго начало эмальнымъ зачаткамъ для нѣсколькихъ зубовъ. *Томзъ* полагаетъ что эмальные зачатки для вторичныхъ зубовъ образуются какъ отростки отъ шейки эмалеваго зачатка предшествующихъ зубовъ. Хотя это заключеніе въ общихъ чертахъ справедливо, но оно не обнимаетъ собою многихъ особенностей при развитіи зубовъ у различныхъ животныхъ, особенностей, которыя имѣютъ весьма важное морфологическое значеніе. У селакій напримѣръ зачатки всѣхъ зубовъ, — если считать первымъ зачаткомъ зуба образованіе

---

<sup>(1)</sup> Philosophical Transactions Vol. 165 и 166; Quarterly Journal of microscop. sciences 1876 January.

эмальнаго зачатка, какъ полагаетъ Томсъ, — образуются въ видѣ одного общаго эмальнаго зачатка, изъ котораго постепенно образуются и созрѣваютъ зубы по порядку, начиная отъ наружнаго края челюсти внутрь. У млекопитающихъ также существуетъ общій зачатокъ для молочныхъ и для постоянныхъ зубовъ и зачатки послѣднихъ образуются какъ отростки отъ перваго. Къ сожалѣнію неизвѣстенъ первый зачатокъ зубовъ чешуйчатыхъ амфибій и поэтому неизвѣстно образуется ли у нихъ общій зачатокъ для первичныхъ и вторичныхъ (*Ergatzzähne*) зубовъ, какъ у акулъ, или образованіе первичныхъ и вторичныхъ зубовъ идетъ неодинаково. Такія неодинаковыя зачатки для первичныхъ и вторичныхъ зубовъ являются у хвостатыхъ нагихъ амфибій. По изслѣдованіямъ Гертвига, первые зачатки первичныхъ зубовъ состоятъ изъ дентиноваго зачатка, покрытаго сверху эмальной оболочкой. Вторичные же зубы образуются сначала въ видѣ отростка отъ эмальной оболочки первичнаго зуба. Этотъ отростокъ составляетъ зачатокъ для эмальныхъ органовъ цѣлаго ряда зубовъ. Слѣдовательно образованіе первичныхъ зубовъ происходитъ у хвостатыхъ амфибій такъ какъ у стерлядей и костистыхъ рыбъ, вторичные же зубы образуются отлично отъ костистыхъ рыбъ. На этомъ основаніи, тѣ приспособленія, которыя встрѣчаются у хвостатыхъ амфибій при образованіи вторичныхъ зубовъ, мы должны разсматривать какъ вторичныя приспособленія, пріобрѣтенныя, но не унаслѣдованныя отъ первоначальныхъ типичныхъ формъ. Такъ какъ образованіе первичныхъ зубовъ у хвостатыхъ амфибій вполне сходно съ образованіемъ ихъ у стерлядей, то относительно развитія зубовъ мы должны разсматривать ганондъ, какъ первичныя родоначальныя формы амфибій.

Развитіе зубовъ у селахій отличается весьма существенными признаками отъ развитія ихъ у стерлядей. Одновременное образованіе эмалинаго зачатка для вѣсколькихъ зубовъ вмѣстѣ не позволяетъ подвести образованіе зубовъ у селахій къ типу образованія ихъ у ганоидъ. Напротивъ, подобное же одновременное образованіе мы встрѣчаемъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ—у млекопитающихъ и, по всей вѣроятности, у рептилій. (Къ сожалѣнію развитіе первичныхъ зубовъ рептилій неизвѣстно; но судя по извѣстнымъ стадіямъ развитія вторичныхъ зубовъ можно предположить, что образованіе зубовъ у этихъ животныхъ сходно съ селахіями). Аналогія въ развитіи зубовъ селахій и млекопитающихъ доказана основательно О. Гертвигомъ.

Такъ какъ образованіе зубовъ у селахій отличается отъ образованій ихъ у другихъ рыбъ, а напротивъ сходно съ развитіемъ ихъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, то мнѣ кажется мы вправѣ разсматривать селахій какъ родоначальниковъ особаго типа, даваго начало высшимъ позвоночнымъ (амніотамъ). Мы увидимъ, что это заключеніе можетъ быть сдѣлано не только относительно однихъ зубовъ, но и относительно многихъ другихъ органовъ.

## Г Л А В А VIII.

### РАЗВИТІЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.

#### 1. Спинной мозгъ.

Къ концу эмбриональнаго періода развитія спинной мозга представляетъ чрезвычайно важныя измѣненія, описанныя въ первой части и состоящія: во первыхъ, въ гисто-

логическомъ дифференцированіи стѣнки спинномозговой трубки, образованіи основной массы бѣлаго вещества мозга; во вторыхъ, въ разобщеніи задняго конца спинномозговой трубки отъ пищеварительнаго канала. Последнее совершается незадолго передъ вылупленіемъ, когда происходятъ образование ануса. За образованіемъ ануса, задняя часть пищеварительной трубки—постанальная—мало по малу облитерируется вплоть до задняго конца хорды. Вслѣдствіе этого у только что вылупившейся стерляди спинной мозгъ оканчивается слѣпымъ концомъ надъ заднимъ концомъ хорды. На всемъ протяженіи, спинной мозгъ представляетъ трубку, вѣдущую расширенную на переднемъ концѣ и суживающуюся постепенно къзади. Дальнѣйшій ростъ этой трубки идетъ параллельно съ общимъ ростомъ тѣла рыбки и при томъ довольно равномерно по всей длинѣ. Къ концу третьей недели, на передней части спинного мозга становится заметнымъ расширение, соответствующее шейному утолщенію спинного мозга другихъ позвоночныхъ животныхъ. У болѣе молодыхъ рыбокъ это утолщеніе едва замѣтно, такъ какъ оно мало отдѣляется отъ продолговатаго мозга и можетъ быть легко принято за продолженіе послѣдняго. Переднее утолщеніе спинного мозга (фиг. 111 и 112 Sin. rh) ограничиваетъ собою, какъ и вездѣ *sinus rhomboidalis*, который имѣетъ и здѣсь ромбоидальную форму и можетъ быть весьма ясно наблюдаемъ на горизонтальныхъ продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 111, Sin. rh); на неотпрепарированныхъ мозгахъ онъ едва замѣтенъ. Задняго утолщенія спинного мозга я не замѣчалъ ни въ одной изъ изслѣдованныхъ мною стадій развитія.

Гистологическія измѣненія спинного мозга, начатыя еще во время эмбриональнаго развитія, въ первое время свободной жизни стерляди состоятъ въ дальнѣйшемъ развитіи

замѣченныхъ прежде: центральной гангліозной массы (сѣраго вещества) и ретикулярной периферической (neuroglia). Такъ какъ эта послѣдняя часть мозга похожа на спонгіальный слой ретины (neurospongium W. Müller), то мы будемъ ее называть при описаніи *спонгіальнымъ слоемъ*. У только что вылупившейся рыбки сѣрое вещество, въ видѣ довольно толстаго слоя, окружаетъ центральный каналъ (фиг. 102, Sg) и сохраняетъ на разрѣзахъ овальную форму, утолщаясь къзади. Оно состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ клѣтокъ, изъ которыхъ ближайшія къ центральному каналу имѣютъ радіальное расположеніе. Нервные клѣтки уже въ этой стадіи развитія узнаются на окрашенныхъ осміевою кислотою препаратахъ по присутствію въ нихъ маленькихъ блестящихъ ядершекъ, заключенныхъ въ прозрачномъ шаровидномъ ядрѣ. Центральныя клѣтки сѣраго вещества имѣютъ веретенообразную форму съ двумя отростками: цилиндрическимъ толстымъ и прозрачнымъ, обращеннымъ къ центральному каналу и тонкимъ, обращеннымъ къ периферіи мозга. Периферическія клѣтки представляютъ многоугольныя, или веретенообразныя гангліозныя клѣтки, лежащія въ промежуткахъ между отростками центральныхъ; однообразные отростки ихъ, утончаясь переходятъ въ тончайшія волокна. Въ задней части спинномозговой трубки сѣрое вещество доходитъ почти до задней поверхности ея, но состоитъ въ этомъ мѣстѣ изъ отдѣльныхъ, не такъ тѣсно скученныхъ клѣтокъ, какъ въ центрѣ.

Строеніе периферической части спиннаго мозга можетъ быть довольно хорошо изслѣдовано на разрѣзахъ, окрашенныхъ осміевою кислотою и затѣмъ гематоксилиномъ. На поперечныхъ разрѣзахъ периферическій слой имѣетъ видъ губчатой массы, состоящей изъ тончайшихъ волоконъ, переплетающихся между собою и отдѣленныхъ другъ отъ



друга довольно большими свѣтлыми промежутками. Никакихъ другихъ элементовъ, вромѣ волоконецъ, въ этой и въ слѣдующей стадіи развитія въ периферическомъ слое не существуетъ. Отношеніе спонгіальной массы къ гангліознымъ клѣткамъ мнѣ не удалось прослѣдить. На поперечныхъ разрѣзахъ, периферическіе отростки гангліозныхъ клѣтокъ такъ заутаны въ сѣти волоконецъ, что прослѣдить соотношеніе обихъ этихъ элементовъ чрезвычайно трудно.

Въ слѣдующей стадіи развитія (стад. В) сѣрое и бѣлое вещество мозга отличаются другъ отъ друга тѣми же признаками, какъ и въ предыдущей. Первое состоитъ исключительно изъ клѣтокъ, второе, напротивъ, клѣтокъ совершенно не имѣетъ, а состоитъ только изъ губчатого тонкомозжистаго вещества. Сѣрое вещество окружаетъ по прежнему центральный каналъ и отличается отъ предыдущей стадіи тѣмъ, что оно въ видѣ сплошной массы простирается до задней поверхности спиннаго мозга (фиг. 103, Sg). Представленный на фиг. 103, рисунокъ снятъ съ препарата, окрашеннаго только гематоксилиномъ, поэтому границы между гангліозными клѣтками и характерныя признаки клѣтокъ на немъ не такъ рѣзко выступаютъ. Гангліозныя клѣтки располагаются въ нѣсколько слоевъ, изъ которыхъ центральный состоитъ изъ клѣтокъ, имѣющихъ цилиндрическую форму, расширенную по срединѣ. Периферическія клѣтки имѣютъ такую же форму, какъ и въ предыдущей стадіи развитія. Спонгіальный слой спиннаго мозга не представляетъ въ это время никакихъ измѣненій сравнительно съ предыдущей стадіей развитія.

Къ концу третьей недѣли (стад. D) свободной жизни стерляди наступаютъ существенныя измѣненія какъ въ формѣ распредѣленія сѣраго, такъ и въ гистологической структурѣ спонгіальнаго слоя спиннаго мозга (фиг. 104). Въ

этомъ слоѣ, служащемъ зачаткомъ бѣлаго вещества мозга, появляются клѣтки. Количество ихъ незначительно. На поперечномъ разрѣзѣ можно замѣтить отъ 10—20 клѣтокъ, разсѣянныхъ въ массѣ губчатого вещества. Эти клѣтки весьма легко отличаются отъ гангліозныхъ клѣтокъ сѣраго вещества и по величинѣ, и по количеству протоплазмы. На периферической части спиннаго мозга клѣтки имѣютъ веретенообразную форму (фиг. 104, Bgz); въ центрѣ онѣ являются овальными. На периферіи, въ этой стадіи развитія, клѣтокъ больше, чѣмъ въ срединѣ бѣлаго вещества.

Природа описываемыхъ клѣтокъ выясняется отчасти изъ самаго строенія ихъ, отчасти изъ времени появленія ихъ въ спонгіальномъ веществѣ мозга. По строенію, клѣтки отличаются отъ гангліозныхъ и напротивъ похожи на клѣтки мезодерма, который теперь именно находится въ періодѣ дифференцированія на хрящевыя дуги позвонковъ и оболочки мозга. Вокругъ спиннаго мозга образуется въ это время мягкая оболочка мозга, въ которой попадаютъ именно клѣтки, очень похожія на описанныя въ бѣломъ веществѣ. На этомъ основаніи, описанныя клѣтки могутъ быть приняты за соединительно-тканые элементы, которыя тѣмъ, или другимъ способомъ проникаютъ въ массу однороднаго ретикулярнаго вещества. Какимъ путемъ совершается это проникновеніе? — этотъ вопросъ, какъ извѣстно, досихъ поръ рѣшается только предположительно, и, существующія въ литературѣ, мнѣнія на этотъ счетъ клонятся въ пользу проникновенія клѣтокъ помощью сосудовъ. Съ своей стороны я думаю, что клѣтки могутъ попадать и помимо сосудовъ изъ окружающей соединительной ткани. Периферическій слой спиннаго мозга въ зародышевомъ состояніи непосредственно прилегаетъ къ окружающимъ частямъ мезодерма, и поверхность его, также какъ и середина, пред-

составляет губчатую и весьма мало резистентную массу, чрезвычайно удобную для непосредственного проникновения клѣтокъ окружающей соединительной ткани. На периферической части бѣлаго вещества всегда, въ описываемую стадію развитія, количество соединительно-тканыхъ клѣтокъ больше, чѣмъ въ срединѣ; притомъ на поверхности спиннаго мозга находятся иногда клѣтки до такой степени похожія на клѣтки зачаточной мягкой оболочки мозга, что кажется будто бы на препаратѣ нѣкоторыя клѣтки оторвались отъ послѣдней и попали въ бѣлое вещество мозга (ср. периферическую массу Вгз и клѣтку, обозначенную звѣздочкой въ зачаточной мягкой оболочке мозга).

Кромѣ появленія клѣтокъ, бѣлое вещество мозга отличается еще отъ предыдущихъ стадій развитія и другими измѣненіями. На поперечныхъ разрѣзахъ все бѣлое вещество раздѣляется линіями, идущими отъ центра къ периферіи, на нѣсколько сегментовъ, расположенныхъ почти въ радиальномъ направленіи относительно центральнаго канала. Такъ какъ такія линіи повторяются въ каждомъ разрѣзѣ съ одинаковою правильностью, то онѣ очевидно должны быть рассматриваемы какъ поперечные разрѣзы пластинокъ, раздѣляющихъ бѣлое вещество въ продольномъ направленіи на известное количество полосокъ.

Сѣрое вещество спиннаго мозга представляетъ въ описываемую стадію развитія значительныя измѣненія, придающія ему форму, сходную съ definitiva. Въ сѣромъ веществѣ можно различить центральную часть, окружающую центральный каналъ и выросты, этой части впередъ и назадъ—передніе и задніе столбы—доходящіе до поверхности спиннаго мозга. Эти столбы, соединенные съ центральной частью спиннаго мозга, соответствуютъ тѣмъ мѣстамъ его, гдѣ впоследствии образуется передняя и задняя щели, раз-

дѣляющія спинной мозгъ на двѣ симметрическія половины. Задній столбъ (Рр фиг. 104) образуется гораздо раньше передняго и именно изъ той части сѣраго вещества, которая еще въ первыхъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія доходитъ до поверхности спиннаго мозга и постепенно разрастается. Передній (Р. а., фиг. 104) образуется только въ болѣе позднія стадіи развитія и состоитъ на поперечномъ разрѣзѣ изъ 1-2 рядовъ клѣтокъ, идущихъ въ видѣ полосы отъ сѣраго вещества къ передней поверхности мозга. Какъ въ томъ, такъ и въ другомъ отросткахъ можно различать весьма явственныя гангліозныя клѣтки съ характерными блестящими ядрами.

Центральная часть сѣраго вещества спиннаго мозга представляетъ по прежнему круглую форму, съ тѣмъ однако различіемъ, что въ передней своей части она удлиняется въ короткіе выросты, продолжающіеся въ передніе корешки спинномозговыхъ нервовъ (фиг. 104, Ра). Въ этихъ выростахъ не трудно узнать зачатки переднихъ роговъ, которые какъ въ слѣдующей стадіи развитія, такъ и во взросломъ состояніи развиты гораздо сильнѣе, чѣмъ задніе рога. Въ центральной части сѣраго вещества можно различить три слоя: внутренній, окружающій непосредственно центральный каналъ, прозрачный, состоящій изъ описанныхъ уже выше толстыхъ цилиндрическихъ частей центральныхъ гангліозныхъ клѣтокъ; средній состоитъ изъ скученныхъ гангліозныхъ клѣтокъ, имѣющихъ болѣею частью веретенообразную форму и наружный, тонкій слой, состоящій изъ нервныхъ волоконъ, которыя скучиваются преимуществу въ переднихъ рогахъ—въ мѣстѣ выхода переднихъ корешковъ спинномозговыхъ нервовъ. Центральный каналъ въ этой стадіи развитія не имѣетъ эпителія, такъ какъ центральная часть гангліозныхъ клѣтокъ, составляющія внутренній слой сѣраго

вещества не имѣютъ ядеръ и поэтому не могутъ быть названы эпителиемъ центрального канала. Ганліозныя клѣтки (средній слой сѣраго вещества) и въ этой стадіи развитія расположены радіально вокругъ центрального канала, но направляются своими отростками преимуществу внаружи и впередъ, т. е. къ переднему рогу сѣраго вещества.

Окончательное развитіе спинного мозга происходитъ сравнительно очень поздно. Только у трехмѣсячныхъ рыбокъ, у которыхъ развитіе всѣхъ прочихъ органовъ совершилось болѣе или менѣе окончательно, сѣрое и бѣлое вещество мозга (фиг. 105) представляетъ форму нѣсколько подходящую къ дѣфинитивной. Общая форма поперечнаго разрѣза въ этой стадіи развитія измѣняется вслѣдствіе того, что на передней сторонѣ спинного мозга появляется передняя щель, раздѣляющая всю переднюю часть на двѣ симметрическія половины; задняя сторона мозга при этомъ остается совершенно ровною и отличается отъ предыдущей стадіи развитія только по расположенію клѣтчатыхъ элементовъ, о которыхъ будетъ сказано при описаніи сѣраго вещества. Передняя щель (фиг. 105 Fa) имѣетъ форму довольно широкой треугольной вырѣзки, суживающейся по направленію къ упомянутымъ выше переднимъ столбамъ сѣраго вещества, которыя въ настоящее время также утрачиваютъ свой прежній характеръ.

Въ количественномъ распредѣленіи сѣраго и бѣлаго вещества мозга замѣтны также довольно значительныя измѣненія, которыя въ сущности составляютъ продолженіе предыдущихъ. Въ продолженіи всѣхъ стадій развитія мозга, начиная съ момента образованія бѣлаго вещества, количество этого вещества прогрессивно увеличивается. У трехнедѣльных стерлядокъ замѣтно уже преобладаніе бѣлаго (ретикулярнаго) вещества надъ сѣрымъ, а въ описываемой стадіи

развитія это преобладаніе выражено еще рѣзче. Эти отношенія сѣраго вещества къ бѣлому до такой степени очевидны изъ рисунковъ, что я не нахожу нужнымъ приводить здѣсь измѣренія для подтвержденія сказаннаго.

*Спрое вещество* мозга, которое въ предыдущихъ стадіяхъ развитія доходило какъ впереди, такъ и назадъ до поверхности мозга, (передніе и задніе столбы фиг. 104 Pa и Pr) теперь группируется главнымъ образомъ вокругъ центрального канала. Сообщеніе центральной части сѣраго вещества съ заднимъ столбомъ прерываются; вслѣдствіе этого послѣдній является на разрѣзахъ въ видѣ отдѣльной группы (отъ 6—8 клѣтокъ) клѣтокъ, лежащей на задней поверхности спинного мозга (фиг. 105 Pz). Клѣтки передняго столба также утрачиваютъ свое прежнее значеніе, такъ какъ онѣ частью превращаются въ эпителий центрального канала, именно передней его части (фиг. 105 Екс), частью же лежатъ по краямъ передней щели. Центральная часть сѣраго вещества, въ которой уже въ предыдущей стадіи развитія было замѣтно стремленіе къ разрастанію въ стороны, въ настоящей стадіи состоитъ изъ сильно увеличенныхъ въ объемѣ боковыхъ утолщеній, составляющихъ зачатки переднихъ роговъ, и, сравнительно слабо развитой, передней и задней спайки. Вслѣдствіе образованія переднихъ роговъ (фиг. 105 Cra), поперечный разрѣзъ сѣраго вещества представляетъ фигуру, сходную съ характерною фигурою этого вещества у взрослыхъ позвоночныхъ животныхъ. У стерлядей, какъ и у большинства рыбъ, главнымъ образомъ развиваются передніе рога сѣраго вещества, задніе же развиты сравнительно чрезвычайно мало.

Рядомъ съ упомянутыми морфологическими измѣненіями сѣраго вещества, гистологическое строеніе его также представляетъ значительный прогрессъ. Радіальное распределе-

ніе нервныхъ клѣтокъ, характерное для всѣхъ предыдущихъ стадій развитія, уступаетъ въ описываемой стадіи развитія мѣсто группировкѣ нервныхъ элементовъ въ опредѣленныя группы. Центральныя клѣтки, окружающія непосредственно центральный каналъ, группируются вокругъ послѣдняго въ видѣ слоя клѣтокъ, снабженныхъ ядрами и составляющихъ эпителий центрального канала (фиг. 105 Ekz). Послѣдній образуется изъ нѣсколькихъ частей: въ передней части канала — изъ внутреннихъ клѣтокъ переднихъ столбовъ, въ задней — изъ такихъ же клѣтокъ заднихъ столбовъ сѣраго вещества, боковыя его части образуются изъ клѣтокъ центральной части, прилегающихъ непосредственно къ центральному каналу и сохраняющихъ еще свое прежнее радіальное расположеніе. На сколько я могъ убѣдиться на разрѣзахъ, эпителий центрального канала спинного мозга однослойный и состоитъ изъ ясно обособленныхъ цилиндрическихъ клѣтокъ. Гангліозныя клѣтки сѣраго вещества скопляются главнымъ образомъ позади центрального канала и въ центральной части передняго рога. Задняя часть сѣраго вещества состоитъ изъ грушевидныхъ клѣтокъ, обращенныхъ своимъ острымъ концомъ къ центральному каналу. Она составляетъ зачатокъ заднихъ роговъ сѣраго вещества. Въ описываемой стадіи развитія, [на нѣкоторыхъ разрѣзахъ можно замѣтить отростокъ отъ сѣраго вещества, направляющійся нѣсколько наискось въ сторону къ тому мѣсту гдѣ лежитъ задній корешокъ спинномозгового нерва (фиг. 105 Xp). При основаніи задняго корешка находится скопленіе гангліозныхъ клѣтокъ, изъ котораго вѣроятно впоследствии развивается задній рогъ сѣраго вещества. Въ переднемъ рогѣ можно различить двѣ части: внутреннюю—гангліозную и наружную—мелкозернистую. Первая происходитъ изъ гангліознаго слоя сѣраго вещества предыдущихъ стадій разви-

тія, прилегаєть непосредственно къ кліткамъ эпителія центральнаго канала и состоитъ изъ довольно большихъ и преимущественно веретенообразныхъ клітокъ, направленныхъ своими отростками къ вершинѣ передняго рога. Наружная часть передняго рога занята тонковолокнистымъ веществомъ, которое похоже на спонгіозную массу бѣлаго вещества, но отличается тѣмъ, что окрашивается гематоксилиномъ.

*Бѣлое* вещество спиннаго мозга, которое въ этой стадіи развитія со всѣхъ сторонъ окружаетъ сѣрое, отличается отъ предыдущихъ стадій развитія гораздо большимъ развитіемъ соединительно-тканныхъ клітокъ и нервныхъ волоконъ. На поперечныхъ разрѣзахъ въ массѣ бѣлаго вещества можно теперь наблюдать множество мелкихъ соединительнотканыхъ клітокъ (фиг. 105 Bgz), которыя и теперь также по преимуществу скучены на периферическихъ частяхъ бѣлаго вещества. Эти клітки отличаются отъ гангліозныхъ меньшею величиною, меньшимъ количествомъ протоплазмы и довольно большимъ ядромъ, въ которомъ я не могъ найти ядрышка, тогда какъ въ гангліозныхъ кліткахъ всегда находится описанное выше блестящее ядрышко. Нервные волокна проходятъ въ различныхъ направленіяхъ на поперечныхъ разрѣзахъ мозга; во многихъ случаяхъ можно видѣть связь нервныхъ волоконъ съ клітками, преимущественно на поперечныхъ волокнахъ; продольныя волокна часто попадаются въ видѣ пучковъ, легко отличаемыхъ отъ окружающей ихъ массы по хорошей окраскѣ гематоксилиномъ.

Резюмируя все сказанное о развитіи мозга, мы приходимъ къ слѣдующимъ положеніямъ:

1) Въ началѣ развитія спинномозговая трубка состоитъ изъ однородныхъ, расположенныхъ радіально относительно центральнаго канала, клітокъ.



2) Первые признаки дифференцированія этихъ клѣтокъ состоятъ въ отдѣленіи отъ нихъ периферическаго слоя, который имѣетъ сначала мелкозернистое, впоследствии губчатое, тонковолокнистое строеніе и составляетъ спонгіальный слой бѣлаго вещества. Остающіяся за превращеніемъ периферическихъ клѣтокъ, центральныя клѣтки даютъ начало сѣрому веществу.

3) Въ невроспогнѣ въ первыхъ стадіяхъ развитія не существуетъ клѣточныхъ элементовъ. Они являются впоследствии и проникаютъ въ эту ткань отъ периферіи къ центру.

4) Дифференцированіе зачатка сѣраго вещества и обрамленіе эпителія центрального канала происходитъ у стерлядей гораздо позже образованія спонгіальнаго слоя. Въ этомъ отношеніи развитіе спиннаго мозга стерлядей отличается отъ развитія его у высшихъ позвоночныхъ животныхъ. По наблюденіямъ Биддера и Купфера <sup>(1)</sup>, подтвержденнымъ новыми изслѣдованіями Гензена <sup>(2)</sup> и Кёлликера <sup>(3)</sup>, прежде чѣмъ образуется зачатокъ бѣлаго вещества, въ спинномозговой трубкѣ отдѣляются два слоя, изъ которыхъ внутренній составляетъ зачатокъ эпителія центрального канала, наружный—зачатокъ сѣраго вещества. У стерлядей такого равнаго отдѣленія эпителія отъ сѣраго вещества не существуетъ, и эпителий является въ сравнительно позднюю стадію развитія. У взрослыхъ стерлядей онъ состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ, которыя, на сколько я могъ изучить микроскопическое строеніе спиннаго мозга у этихъ рыбъ, имѣютъ отростки, проходящіе въ массу сѣраго вещества. Въ рас-

---

<sup>(1)</sup> *Bidder und Kupffer Untersuchungen über das Rückenmark.*

<sup>(2)</sup> *Beobachtungen ü. die Befruchtung u. Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens (Zeitsch. für Anat. u. Physiol. Bd. I).*

<sup>(3)</sup> *Köllicker Entwicklungsgeschichte etc. 2-te Auflage стр. 587.*

предѣленіи клѣтокъ эпителія у взрослыхъ стерлядей можно довольно ясно замѣтить тѣ особенности, на которыя выше было указано относительно мозга трехмѣсячной стерляди; эпителий и здѣсь не представляетъ ровнаго слоя вокругъ центральнаго канала, но распадается на четыре группы, соотвѣтственно происхожденію изъ зачатковъ передняго, задняго и боковыхъ столбовъ сѣраго вещества.

Первые процессы дифференцированія стѣновъ спинно-мозговаго канала на внутренній слой — сѣрое вещество и эпителий центральнаго канала, и на наружный — основаніе бѣлаго вещества (*neurospongium*), представляютъ чрезвычайно важное явленіе. Вопросъ объ образованіи *neurospongium* бѣлаго вещества связанъ съ вопросомъ о самой природѣ этого вещества, которая и до сихъ поръ не можетъ считаться вполне выясненной, не смотря на множество анатомическихъ и эмбриологическихъ изслѣдованій. Большинство ученыхъ склонны въ настоящее время къ тому, чтобы считать *neuroglia* (*neurospongium*) за соединительную ткань. *Герлаух* <sup>(1)</sup> напр. говоритъ совершенно опредѣленно что ткань, окружающая непосредственно нервныя волокна — *неурогиа*, находящаяся также и въ сѣромъ веществѣ мозга, едва ли можетъ быть рассматриваема иначе, какъ особеннымъ образомъ видоизмѣненная соединительная ткань, въ которой основное вещество является мелкозернистымъ, вмѣсто мелковолокнистаго. Спинной мозгъ взрослыхъ позвоночныхъ животныхъ представляетъ такой сложный органъ, состоящій изъ такого множества частей, образующихся въ самомъ его зачаткѣ и вѣдряющихся въ него впослѣдствіи, что вопросъ о томъ, что въ немъ должно считаться соединительноткан-

(<sup>1</sup>) *Stricker's Gewebelehre* стр. 671.

нымъ, что—нервнымъ? можетъ быть рѣшенъ исключительно только подробнымъ изученіемъ исторіи развитія. Всѣ извѣстныя мнѣ изслѣдованія относятся главнымъ образомъ къ развитію спиннаго мозга высшихъ животныхъ, представляющихъ въ этомъ отношеніи весьма неудобные объекты, такъ какъ тамъ, вслѣдствіе болѣе сложнаго строенія спиннаго мозга, и самый процессъ дифференцированія однородной эпителіальной стѣнки его идетъ гораздо сложнѣе, чѣмъ у низшихъ позвоночныхъ; большинство изслѣдованій касается, какъ мною уже было замѣчено выше, только позднихъ стадій развитія, поэтому представляетъ мало фактовъ для разрѣшенія вопроса о соединительнотканной или нервной природѣ основной массы бѣлаго вещества. Изслѣдованія *Гензена* <sup>(1)</sup>, которая въ этомъ отношеніи представляютъ исключеніе, — такъ какъ этимъ наблюдателемъ прослѣжено развитіе мозга кролика, начиная съ раннихъ стадій развитія,—затрогиваютъ этотъ вопросъ вскользь и касаются главнымъ образомъ дифференцированія ячеистой массы стѣнокъ спинномозговой трубки. *Кёлликеръ* <sup>(2)</sup> говоритъ относительно образованія бѣлаго вещества, что оно является позднѣе сѣраго, составляетъ наружную обивку послѣдняго и несомнѣнно прежде всего производится клѣтками сѣраго вещества. Этимъ однако не выясняется вопросъ: какимъ образомъ клѣтки сѣраго вещества участвуютъ въ образованіи бѣлаго?

Въ виду важности эмбриологическихъ изслѣдованій для рѣшенія этого вопроса, я считаю необходимымъ отмѣтить нѣкоторые факты, которые по моему мнѣнію несомнѣнно

---

<sup>(1)</sup> *Hensen loc. cit.*

<sup>(2)</sup> *Kölliker loc. cit. стр. 591.*

указываютъ на то, что *neurosporigium* (*neuroglia*), или основная масса, окружающая и связывающая нервныя волокна бѣлаго вещества, составляетъ нервное, но не соединительнотканное вещество. Эти факты слѣдующіе: 1) Первый зачатокъ бѣлаго вещества образуется вслѣдствіе видоизмѣненія периферической части наружныхъ клѣтокъ спинномозговой трубки. На раннихъ стадіяхъ развитія можно ясно видѣть, что при этомъ протоплазма периферическихъ клѣтокъ на поверхности спинного мозга измѣняется, тогда какъ обращенныя внутрь части тѣхъ же клѣтокъ остаются безъ перемѣны 2) Бѣлое вещество мозга, въ продолженіи весьма долгаго промежутка времени (до третьей недѣли пост-эмбриональнаго развитія), состоитъ только изъ мелковолоконистаго вещества и не имѣетъ ни нервныхъ волоконъ, ни какихъ бы то ни было клѣтчатыхъ элементовъ. 3) Только къ концу развитія бѣлаго вещества начинаютъ появляться въ немъ клѣтки, которыя отличаются весьма значительно отъ клѣтокъ сѣраго вещества и напротивъ весьма похожи на клѣтки окружающаго мезодерма, превращающагося отчасти въ мягкую оболочку мозга. Изъ этого послѣдняго пункта выходитъ, что составныя части такъ называемой соединительнотканной массы бѣлаго вещества: клѣтки и межклѣтное вещество появляются не одновременно и имѣютъ различное происхожденіе. При обсужденіи вопроса о такъ называемой соединительной ткани мозга, различное происхожденіе клѣтокъ и межклѣтнаго вещества этой ткани должно имѣть весьма важное значеніе. Развитие *neurosporigium* изъ зачатка спинного мозга указываетъ на нервное происхожденіе этой ткани; развитіе же клѣтокъ, находящихся въ *neurosporigium* говоритъ противъ этого заключенія. Эти клѣтки по всей вѣроятности происходятъ изъ мезодерма. Изъ этого слѣдуетъ что ткань *neurosporigium* (*neuroglia*

должна быть рассматриваема какъ смѣшанная ткань, одна часть которой образуется изъ спинномозгового зачатка, другая изъ окружающаго мезодерма. Первое т. е. губчатое мелковолокнистое вещество будетъ представлять нервный элементъ, второе т. е. клѣтки—соединительнотканый.

Для того чтобы уяснить разницу въ строеніи спинного мозга взрослой стерляди и описанной тотчасъ трехмѣсячной, а также чтобы уяснить окончательный процессъ дифференцированія въ спинномъ мозгу, я позволю себѣ дать краткое описаніе строенія спинного мозга взрослыхъ стерлядей. На спинномъ мозгу стерляди можно различить снаружи нижнюю продольную борозду. Верхняя бороздка чрезвычайно мало развита и является только въ передней части мозга; вся остальная часть мозга представляетъ совершенно ровную поверхность.

На поперечныхъ разрѣзахъ *свое* вещество въ мозгу взрослыхъ стерлядей представляетъ уже характерную Х-образную форму и состоитъ изъ центральной части и изъ переднихъ и заднихъ роговъ (фиг. 156 Сга и Сгр). Въ срединѣ разрѣза помѣщается центральный каналъ, имѣющій въ разрѣзѣ овальную форму и поперечное положеніе относительно продольной оси спинного мозга. Уже при небольшихъ увеличеніяхъ видна разница въ строеніи переднихъ и заднихъ роговъ *свое* вещества, заключающаяся въ томъ, что передніе рога, (болѣе рѣзко выдающіеся, чѣмъ задніе), состоятъ изъ большихъ гангліозныхъ клѣтокъ, дающихъ отъ себя сильныя нервныя волокна въ различныхъ направленіяхъ, тогда какъ въ заднихъ рогахъ такихъ клѣтокъ не находится. Волокна, отходящія отъ переднихъ роговъ *свое* вещества, направляются впередъ, назадъ и въ стороны и придаютъ переднему рогу звѣздообразную форму (фиг. 156 Сга и фиг. 157).

Центральный каналъ окруженъ, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ, эпителиемъ, состоящимъ изъ цилиндрическихъ, или лучше сказать коническихъ клѣтокъ, удлиняющихся снаружи въ длинные отростки. Полость этого канала выстлана тонкой безструктурной оболочкой составляющей пограничную оболочку эпителия. Уже при маленькихъ увеличеніяхъ можно замѣтить, что клѣтки эпителия центрального канала, хотя и образуютъ непрерывный слой, но по направленію своихъ отростковъ распадаются на совершенно ясныя группы совершенно отвѣчающія тѣмъ, о которыхъ была рѣчь при описаніи мозга трехмѣсячной стерляди. Такихъ группъ можно различать четыре. Одна изъ нихъ направлена отростками впередъ, другая—назадъ, двѣ остальные—въ стороны. Фиг. 157 поясняетъ направленіе двухъ изъ этихъ группъ: передней и одной боковой и представляетъ часть эпителия центрального канала въ сильно увеличенномъ видѣ (сист. 7 Гартн.). Для того чтобы не увеличивать рисунка, я не нарисовалъ задней группы клѣтокъ эпителия центрального канала; положеніе ея и ходъ отростковъ клѣтокъ совершенно соотвѣтствуетъ передней группѣ эпителиальныхъ клѣтокъ. Изъ цитируемаго рисунка видно, что клѣтки эпителия центрального канала не имѣютъ цилиндрической формы, какъ ихъ обыкновенно описываютъ у рыбъ, но удлиняются въ длинные отростки, проходящіе въ различнымъ частямъ спинного мозга. Подобная форма клѣтокъ описана и въ эпителиѣ центрального канала высшихъ позвоночныхъ животныхъ и человека<sup>(1)</sup>, но въ последнемъ случаѣ она представляетъ гораздо меньшее развитіе отростковъ, чѣмъ у стерлядей. *Герлахъ* <sup>(2)</sup> упоминаетъ только, что

---

<sup>(1)</sup> *Stieda*. Über das Rückenmark u. einzelne Theile des Gehirns von *Esox lucius* Diss. 1864; Nerv. der Knochentfische.

<sup>(2)</sup> *Gerlach* Von dem Rückenmark Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben стр. 687.

на мозгахъ оплотненныхъ въ хромовой кислотѣ, видны нитеобразные отростки идущіе отъ заостренныхъ концовъ эпителиальныхъ клѣтокъ центральнаго канала и простирающіеся иногда до волокнистаго соединительнаго вещества. У стерлядей отростки отъ эпителиальныхъ клѣтокъ выходятъ, какъ сказано, отъ каждой изъ четырехъ группъ клѣтокъ и направляются въ видѣ длинныхъ волоконъ въ различныя опредѣленныя части спиннаго мозга. Передняя группа клѣтокъ даетъ отростки впередъ (фиг. 157 Fcz), которые разрѣзаютъ бѣлое вещество спиннаго мозга и направляются въ видѣ довольно толстаго пучка къ *sulcus longitudinalis inferior*. Здѣсь они теряются между массою подходящихъ къ нимъ волоконъ и пластинокъ мягкой оболочки мозга и далѣе я ихъ прослѣдить не могъ. Заднія эпителиальныя клѣтки даютъ такой же пучекъ волоконъ, который направляется къ заднему краю мозга, проходитъ черезъ массу сѣраго вещества, заключающуюся между задними рогами, и отчасти разсыпается здѣсь на волокна, которые теряются между отростками клѣтокъ сѣраго вещества, отчасти же выходятъ изъ границъ сѣраго вещества и направляются къ латеральному краю мозга. Боковыя группы клѣтокъ даютъ отростки, которыя направляются въ стороны къ переднимъ рогамъ. Отростки отъ этихъ клѣтокъ выходятъ также въ видѣ пучка волоконъ, который составляетъ главную массу соединительной пластинки между звѣздообразнымъ расширеніемъ переднихъ роговъ и центральной частью спиннаго мозга (фиг. 157). Волокнистый пучекъ этотъ одѣтъ снаружи соединительно-тканною оболочкою, составляющею границу между сѣрымъ веществомъ и бѣлымъ и происходящею отъ пластинокъ мягкой оболочки мозга. Проходя въ расширеніи переднихъ роговъ, пучекъ волоконъ расширяется между большими гліозными клѣтками переднихъ роговъ. Дальше я его

прослѣдить не могъ. Въ заключеніе я долженъ присовокупить, что ходъ волоконъ и начало ихъ отъ клѣтокъ на разрѣзахъ спиннаго мозга стерляди видѣнъ съ такою ясностью, съ какою его трудно вѣроятно прослѣдить на мозгахъ другихъ животныхъ.

Между клѣтками сѣраго вещества мозга я могъ различить совершенно ясно два рода, отличающіеся другъ отъ друга весьма рѣзкими признаками. Одинъ изъ этихъ родовъ представляютъ клѣтки, находящіяся въ расширеніяхъ переднихъ роговъ (фиг. 157 Gz). Это громадныя клѣтки различной формы, большею частью звѣздчатыя и всегда снабженныя большимъ количествомъ отростковъ. Онѣ соотвѣтствуютъ большимъ клѣткамъ переднихъ роговъ мозга костистыхъ рыбъ<sup>(1)</sup>, но отличаются отъ послѣднихъ гораздо большею величиною. По *Стидъ* (loc. cit.) у щуки число такихъ клѣтокъ простирается отъ 8—10 въ каждомъ разрѣзѣ; клѣтки имѣютъ отъ 0,054—0,090 Мм въ продольномъ и до 0,022 въ поперечномъ діаметрѣ. У стерляди же такихъ клѣтокъ бываетъ не болѣе четырехъ и онѣ имѣютъ до 0,12—0,16 Мм. въ діаметрѣ. Число отростковъ также измѣнчиво. Въ нѣкоторыхъ клѣткахъ можно было насчитать до 8 отростковъ (фиг. 157), но попадаются и биполярныя клѣтки. Каждая клѣтка состоитъ изъ блестящей, довольно сильно преломляющей свѣтъ протоплазмы, овальнаго ядра и блестящаго ядрышка. Отростки клѣтокъ представляютъ толстыя блестящія волокна, выходящіе изъ трехъугольныхъ расширеній клѣтки. Тотчасъ по выходѣ, отростки одѣваются оболочкою состоящей изъ соединительно-тканнаго вещества, пограничнаго между бѣлой и сѣрой массой мозга. Другая

---

(<sup>1</sup>) Stieda loc. cit.



форма клѣтокъ встрѣчается въ заднихъ рогахъ и сѣромъ веществѣ, соединяющемъ задніе рога. Эти клѣтки маленькія, снабжены тонкими отростками, состоятъ изъ мелкозернистой протоплазмы и имѣютъ обыкновенно трехъугольную форму. Отростки этихъ клѣтокъ сплетаются и образуютъ сѣтъ въ сѣромъ веществѣ. Не находя умѣстнымъ здѣсь вдаваться въ болѣе подробныя описанія распредѣленія и формы различныхъ элементовъ сѣраго вещества, я замѣчу только, что, какъ видно изъ описанія мозга взрослыхъ стерлядей, окончательное дифференцированіе ткани спиннаго мозга происходитъ у стерлядей чрезвычайно поздно. Большія гангліозныя клѣтки переднихъ роговъ мозга, составляющія несомнѣнно главныя центральныя клѣтки его, образуются здѣсь, на сколько я могъ убѣдиться, далеко послѣ исчезанія желтка въ желточномъ пузырьѣ. Я не могъ съ достовѣрностью найти ихъ въ мозгѣ трехмѣсячныхъ стерлядей, но не могу положительно утверждать ихъ отсутствіе въ это время, такъ какъ у меня былъ въ распоряженіи всего одинъ экземпляръ 3-хъ мѣсячной стерляди и тотъ былъ консервированъ далеко не удовлетворительно для подобныхъ изслѣдованій.

Въ строеніи бѣлаго вещества у взрослыхъ стерлядей я не замѣтилъ никакихъ выдающихся особенностей сравнительно съ этою частью мозга костистыхъ рыбъ, амфибій и другихъ животныхъ, изслѣдованныхъ много разъ.

## 2. Головной мозгъ.

Во время эмбриональнаго развитія головной мозгъ, представляющій переднее расширеніе спинномозговой трубки, раздѣляется на три первичныя мозговые пузыря. Бороздки, отдѣляющія головные пузыри другъ отъ друга, идутъ сначала только по боковымъ частямъ головного мозга. Верхняя

стѣнка мозга не раздѣляется бороздкой, вслѣдствіе чего на продольныхъ разрѣзахъ раннихъ стадіяхъ развитія она является въ видѣ сплошнаго свода, ограничивающаго сверху какъ передній, такъ и средній мозгъ. Къ концу развитія, на границѣ средняго и задняго мозга появляется поперечное углубленіе верхней стѣнки мозга, которое даетъ начало мозжечку, или лучше сказать *valvula cerebelli*. Развитие мозжечка происходитъ собственно въ довольно поздній періодъ постэмбриональнаго развитія. Верхняя стѣнка во все время эмбриональнаго развитія гораздо тоньше нижней; это происходитъ вѣроятно оттого, что нижняя стѣнка утолщается, тогда какъ верхняя сохраняетъ свою первоначальную толщину. Для краткости мы будемъ верхнюю стѣнку называть сводомъ, нижнюю—дномъ мозговыхъ пузырей.

Отношеніе головного мозга къ окружающимъ частямъ не представляетъ ничего особеннаго, сравнительно съ другими позвоночными. Головной мозгъ окруженъ сбокомъ и снизу головными пластинками, представляющими продолженіе сегментныхъ пластинокъ; свода мозговыхъ пузырей непосредственно соприкасается съ экзодермою, такъ какъ головныя пластинки не доходятъ до верхней части головы. Подъ задней частью головного мозга лежитъ хорда, которая доходитъ до передней части задняго мозгового пузыря и оканчивается здѣсь заостреннымъ концомъ. Впередъ хорды головныя пластинки растутъ въ видѣ поперечнаго валика вверхъ, образуя среднюю черепную перекладину, которая отдѣляетъ два переднихъ пузыря отъ задняго. Выше было

сказано, что перекладина имеетъ  
значеніе въ морфологіи чере-  
па, а именно на ней распо-  
ложены органы слуха и  
зрения и т. д.

(задняя). Совершенно то же значение имѣетъ средняя черепная перекладина и для мозга: она отдѣляетъ съ брюшной стороны передніе мозговые пузыри отъ задняго. Первые лежатъ въ превертебральной, послѣдній въ вертебральной части черепа. Въ позднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія на сводѣ мозга, между среднимъ и заднимъ мозговымъ пузырями образуется, какъ выше было сказано, углубленіе, отдѣляющее оба упомянутые мозговые пузыря; оно вмѣстѣ съ тѣмъ служитъ зачаткомъ мозжечка. На продольныхъ разрѣзахъ зародышей (фиг. 81) и только что вылупившихся рыбокъ (фиг. 106) можно видѣть, что этотъ пережимъ лежитъ противъ средней черепной перекладины. Такое положеніе средней перекладины относительно углубленія, отдѣляющаго передніе мозговые пузыри отъ задняго, еще рѣзче выражаетъ дѣленіе мозга на превертебральную и вертебральную части, соответствующія по своему положенію такимъ же частямъ черепа. Въ вертебральной части черепа находится только перчатный задній мозговой пузырь (продолговатый мозгъ и мозжечокъ), въ превертебральной—передній и средній мозговые пузыри (передній, промежуточный и средній мозги). У стерлядей отношенія мозговыхъ пузырей въ двумъ главнымъ отдѣламъ черепа (вертебральной и превертебральной) гораздо проще, чѣмъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, а такъ какъ подобныя же отношенія являются и у нѣкоторыхъ другихъ представителей низшихъ позвоночныхъ, напр. у селакій, то мы, имѣ кажется, вправе смотрѣть на нихъ какъ на примитивныя. У высшихъ позвоночныхъ животныхъ (птицъ, млекопитающихъ) эти отношенія нѣсколько измѣняются, и въ самыхъ первыхъ стадіяхъ развитія конецъ хорды лежитъ не противъ границы задняго мозгового пузыря, а заходитъ гораздо далѣе впередъ. Причина этой разницы въ положеніи мозговыхъ пузырей относительно превертебральной и вертебраль-

стѣнка мозга не раздѣляется бороздкою, вслѣдствіе чего на продольныхъ разрѣзахъ раннихъ стадіяхъ развитія она является въ видѣ сплошнаго свода, ограничивающаго сверху какъ передній, такъ и средній мозгъ. Къ концу развитія, на границѣ средняго и задняго мозга появляется поперечное углубленіе верхней стѣнки мозга, которое даетъ начало мозжечку, или лучше сказать *valvula cerebelli*. Развитіе мозжечка происходитъ собственно въ довольно поздній періодъ постэмбриональнаго развитія. Верхняя стѣнка во все время эмбриональнаго развитія гораздо тоньше нижней; это происходитъ вѣроятно оттого, что нижняя стѣнка утолщается, тогда какъ верхняя сохраняетъ свою первоначальную толщину. Для краткости мы будемъ верхнюю стѣнку называть сводомъ, нижнюю—дномъ мозговыхъ пузырей.

Отношеніе головного мозга къ окружающимъ частямъ не представляетъ ничего особеннаго, сравнительно съ другими позвоночными. Головной мозгъ окруженъ сбоку и снизу головными пластинками, представляющими продолженіе сегментныхъ пластинокъ; сводъ мозговыхъ пузырей непосредственно соприкасается съ экзодермомъ, такъ какъ головныя пластинки не доходятъ до верхней части головы. Подъ заднею частью головного мозга лежитъ хорда, которая доходитъ до передней части задняго мозгового пузыря и оканчивается здѣсь заостреннымъ концомъ. Впереди хорды головныя пластинки растутъ въ видѣ поперечнаго валика вверхъ, образуя среднюю черепную перекладину, которая отдѣляетъ дно переднихъ пузырей отъ задняго. Выше было уже сказано, что средняя черепная перекладина имѣетъ весьма важное значеніе для развитія и морфологіи черепа; она раздѣляетъ основную часть черепа на двѣ части, для которыхъ можетъ быть удержано названіе, данное имъ Гегенбауромъ: *превертебральная* (передняя) и *вертебральная*

(задняя). Совершенно то же значение имѣетъ средняя черепная перекладина и для мозга: она отдѣляетъ съ брюшной стороны передніе мозговые пузыри отъ задняго. Первые лежатъ въ превертебральной, послѣдній въ вертебральной части черепа. Въ позднихъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія на сводѣ мозга, между среднимъ и заднимъ мозговымъ пузырями образуется, какъ выше было сказано, углубленіе, отдѣляющее оба упомянутые мозговые пузыря; оно вмѣстѣ съ тѣмъ служитъ зачаткомъ мозжечка. На продольныхъ разрѣзахъ зародышей (фиг. 81) и только что вылупившихся рыбокъ (фиг. 106) можно видѣть, что этотъ пережимъ лежитъ противъ средней черепной перекладины. Такое положеніе средней перекладины относительно углубленія, отдѣляющаго передніе мозговые пузыри отъ задняго, еще рѣзче выражаетъ дѣленіе мозга на превертебральную и вертебральную части, соответствующія по своему положенію такимъ же частямъ черепа. Въ вертебральной части черепа находится только перемычный задній мозговой пузырь (продолговатый мозгъ и мозжечокъ), въ превертебральной—передній и средній мозговые пузыри (передній, промежуточный и средній мозги). У стерлядей отношенія мозговыхъ пузырей къ двумъ главнымъ отдѣламъ черепа (вертебральной и превертебральной) гораздо проще, чѣмъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, а такъ какъ подобныя же отношенія являются и у нѣкоторыхъ другихъ представителей низшихъ позвоночныхъ, напр. у селакій, то мы, имѣ кажется, вправе смотрѣть на нихъ какъ на примитивныя. У высшихъ позвоночныхъ животныхъ (птицъ, млекопитающихъ) эти отношенія нѣсколько измѣняются, и въ самыхъ первыхъ стадіяхъ развитія конецъ хорды лежитъ не противъ границы задняго мозгового пузыря, а заходитъ гораздо далѣе впередъ. Причина этой разницы въ положеніи мозговыхъ пузырей относительно превертебральной и вертебраль-

ной частей черепа у высших и низших позвоночных, вследствие недостатка фактических данных не ясна. Разница же сама по себѣ не представляет особенной важности, такъ какъ и у птицъ уже въ довольно раннихъ стадіяхъ развитія, когда мозгъ изгибается, отношенія задняго мозга къ вертебральной, переднихъ мозговыхъ пузырей—къ превертебральной части черепа также явственны какъ и у стерлядей (сравн. *Mihalkovics Entwicklungsgeschichte des Gehirns* Таб. IV, фиг. 34, 35, 36). Очень можетъ быть, что причина расположенія среднего мозгового пузыря въ раннихъ стадіяхъ развитія у птицъ позади хорды (и черепной перекладины) заключается въ равномъ и одновременномъ образованіи трехъ мозговыхъ пузырей. У стерлядей, такъ же какъ и у амфибій (по Гётте) образуется первоначально два пузыря, изъ которыхъ передній впоследствии даетъ начало переднему и среднему, задній—заднему мозговому пузырю. Передній первичный мозговой пузырь лежитъ у нихъ впереди хорды, задній—надъ нею; слѣдовательно оба пузыря уже при своемъ появленіи соотвѣтствуютъ превертебральной и вертебральной части мозга. Передъ тѣмъ какъ превертебральный (передній) мозговой пузырь раздѣляется на два пузыря, онъ вырастаетъ нѣсколько впередъ. У птицъ раздѣленіе мозговой трубки происходитъ раньше выростанія превертебральной части мозга, въ то время когда превертебральная часть, представляющая у нихъ въ первыхъ стадіи развитія только передній пузырь, чрезвычайно мала; вследствие этого вѣроятно средній мозговой пузырь лежитъ при своемъ образованіи въ вертебральной части мозга и только впоследствии, при изгибаніи мозга занимаетъ относительно хорды, то положеніе, которое онъ занимаетъ у стерлядей. Вообще расчлененіе мозга на мозговые пузыри у птицъ (и высшихъ позвоночныхъ) представ-

лаетъ по сравненію съ низшими позвоночными признаки сокращеннаго развитія, при чемъ нѣкоторыя стадіи развитія, черезъ которыя проходитъ мозгъ стерлядей и вѣроятно другихъ низшихъ позвоночныхъ, у птицъ совершенно отсутствуютъ. Къ такимъ стадіямъ относится раздѣленіе мозга на два мозговые пузыря, которое предшествуетъ у стерлядей образованію трехъ пузырей. Съ другой стороны, дальнѣйшее развитіе мозговыхъ пузырей представляетъ у высшихъ позвоночныхъ, по сравненію съ стерлядями и вѣроятно съ другими низшими позвоночными, нѣкоторыя особенности, между которыми я теперь укажу только на образованіе глазныхъ пузырей, какъ на довольно важное отличіе между стерлядями и птицами, какъ представителями низшихъ и высшихъ позвоночныхъ. У птицъ вся боковая стѣнка перваго мозгового пузыря идетъ на образованіе глазныхъ пузырей; вслѣдствіе этого передній мозгъ и всѣ части лежащія впереди глазныхъ пузырей образуются въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія черезъ выростаніе незначительнаго остатка передняго мозгового пузыря. У стерлядей глазные пузыри образуются въ средней части первичнаго передняго мозгового пузыря, и на образованіе ихъ идетъ незначительная часть стѣнки послѣдняго; вслѣдствіе этого впереди глазныхъ пузырей у стерлядей остается довольно значительная часть мозгового пузыря, превращающаяся впослѣдствіе въ передній и промежуточный мозгъ. Тогда какъ у птицъ образованіе передняго мозга связано съ чрезвычайно сильнымъ ростомъ остатка передняго мозгового пузыря, у стерлядей эта часть мозга растетъ чрезвычайно мало и дальнѣйшее развитіе ея заключается главнымъ образомъ въ утолщеніи боковыхъ стѣнокъ и дна передняго мозгового пузыря.

Въ эмбриональномъ развитіи головного мозга у стерлядей можно отмѣтить слѣдующія наиболѣе выдающіеся мо-

менты: 1) расширение передней части спинномозговой бороздки, которое даетъ начало головному мозгу (фиг. 40—42); 2) первичное раздѣленіе зачатка головного мозга на 2 пузыря (фиг. 52); 3) усиленный ростъ передняго первичнаго мозгового пузыря впередъ (фиг. 53, 54); 4) образованіе отъ первичнаго передняго мозга глазныхъ пузырей, въ видѣ слѣпыхъ выростовъ, берущихъ начало изъ средней части первичнаго передняго мозга; 5) раздѣленіе первичнаго передняго мозгового пузыря на два пузыря: передній и средній мозговой пузыри. Границею между ними служитъ бороздка, проходящая за заднею стѣнкою первичныхъ глазныхъ пузырей по боковымъ частямъ передняго мозгового пузыря. Какъ въ верхней стѣнкѣ (сводѣ), такъ и въ нижней (днѣ) передніе мозговые пузыри (передній и средній) совершенно не отдѣлены другъ отъ друга.

Задній мозговой пузырь во время эмбриональнаго развитія отдѣляется отъ переднихъ также только сбоку; верхняя стѣнка его образуетъ вмѣстѣ съ верхнею стѣнкою первичнаго передняго пузыря непрерывный сводъ. На брюшной сторонѣ оба пузыря отдѣлены другъ отъ друга среднею черепною перекладиною, которая прилегаетъ къ передней брюшной стѣнкѣ задняго мозгового пузыря и съ начала развитія представляетъ перегородку, заключающуюся между переднею стѣнкою задняго пузыря (сзади), стѣнкою воронки (спереди) и нижнею стѣнкою средняго мозга (сверху). Къ концу эмбриональнаго развитія происходитъ отдѣленіе первичныхъ мозговыхъ пузырей съ верхней стороны (фиг. 81). Между заднимъ и среднимъ мозгомъ образуется углубленіе, которое служитъ зачаткомъ *valvula cerebelli* и обозначаетъ вмѣстѣ съ тѣмъ переднюю границу задняго мозга. Стѣнки этого углубленія утолщены и при томъ совершенно равно-



и́рно какъ въ части прилежащей къ среднему, такъ и въ той, которая прилегаетъ къ заднему мозгу. Впослѣдствіи задняя стѣнка углубленія утолщается сильнѣе чѣмъ передняя и она то служитъ главнымъ образомъ зачаткомъ *valvulae cerebelli*, вырастающаго въ довольно поздней стадіи пост-эмбриональнаго развитія.

Образованіе мозжечка у стерлядей совершенно аналогично съ развитіемъ его у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, что служитъ наиболѣе вѣснымъ аргументомъ въ пользу того мнѣнія, что эта часть рыбьяго мозга дѣйствительно соответствуетъ мозжечку или заднему мозгу высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Какъ мы увидимъ дальше, въ наукѣ существуютъ довольно авторитетныя мнѣнія, оспаривающія такое значеніе ея.

По *Михалковичу* <sup>(1)</sup>, у курицы образованіе мозжечка начинается раздѣленіемъ задняго мозгового пузыря на 2 части: *metencephalon* и *myelencephalon*, изъ которыхъ первый даетъ начало мозжечку, тремъ стволамъ его: *processus cerebelli ad cerebrum*, *ad pontem* et *ad medullam oblongatam* и Варолиеву мосту, изъ втораго образуется продолговатый мозгъ, эпителий задняго сосудистаго сплетенія *tunicae medullaris* <sup>(2)</sup>. Раздѣленіе первичнаго задняго мозгового пузыря совершается у зародышей курицы довольно рано (на 58 часу развитія), за нѣсколько времени до загибанія головного мозга на брюшную сторону. У стерлядей я не видѣлъ подобнаго раздѣленія задняго мозга; у нихъ сзади задняго мозгового пузыря образуется расширеніе, которое можетъ быть

---

<sup>(1)</sup> *Mikhailowicz* loc cit. стр. 25.

<sup>(2)</sup> *Ibid.* стр. 50.

принято за часть раздѣленнаго задняго пузыря (фиг. 59), но оно имѣетъ совершенно иное значеніе; изъ этого расширенія образуется ромбоидальная ямка, находящаяся въ передней части спиннаго мозга. Я долженъ сознаться, что даже и у птицъ раздѣленіе первичнаго задняго мозгового пузыря на 2 пузыря, какъ его описываетъ Мигалковичъ, кажется мнѣ весьма мало доказаннымъ. Границы этихъ пузырей видны на одномъ только рисункѣ у *Мигалковича* (фиг. 33 Таб. IV loc. cit.); на сколько эти границы соотвѣтствуютъ дѣйствительнымъ границамъ между metencephalon (мозжечкомъ) и myelencephalon (продолговатымъ мозгомъ)—это не видно изъ дальнѣйшихъ стадій развитія, нарисованныхъ у *Мигалковича* на фиг. 35, 36 и 37 его Таб. IV. Хотя на всѣхъ упомянутыхъ сейчасъ рисункахъ обѣ части задняго мозга обозначены особыми буквами, во все таки граница между ними становится ясною только тогда, когда на верхней стѣнкѣ задняго мозгового пузыря начинается образоваться ясный зачатокъ мозжечка. Раздѣленіе мозга на 4 мозговые пузыря, принимаемое Мигалковичемъ, предшествующее образованію передняго мозга т. е. раздѣленію мозга на 5 пузырей, не достаточно доказательно и я вполне согласенъ съ *Келликеромъ* <sup>(1)</sup>, который говоритъ что и ясное раздѣленіе 3-го мозгового пузыря на предзадній и задній мозговые пузыри (Hinterhirn u. Nachhirn) становится замѣтнымъ только съ того времени, какъ появляется болѣе опредѣленно зачатокъ мозжечка, что происходитъ послѣ изгибація мозга. Развитіе мозжечка у

---

<sup>(1)</sup> *Kölliker*. Entwickl. des Menschen u. d. höher. Thiere 2 Aufl. стр. 306.

стерлядей совершенно подтверждаетъ это мнѣніе Келликера и, хотя у стерлядей изгибанія мозга совершенно не происходитъ, но опредѣленный зачатокъ мозжечка является именно въ такой же формѣ, въ какой онъ существуетъ послѣ изгибанія мозга у зародышей птицъ.

Окончивъ этимъ краткій обзоръ эмбриональнаго развитія мозга, мы можемъ перейти теперь къ изслѣдованію пост-эмбриональнаго развитія, начиная съ мозга вылупившейся рыбки. Мозгъ такихъ рыбокъ представляетъ значительный прогрессъ сравнительно съ позднѣйшею разсмотрѣнною нами стадіею эмбриональнаго развитія; къ сожалѣнію я не могъ дополнить пробѣлъ между этими двумя стадіями развитія, такъ какъ у меня не доставало зародышей именно въ послѣднихъ стадіяхъ развитія, передъ вылупленіемъ. Разница въ строеніи мозга вылупившейся стерлядки (фиг. 106) и тѣмъ, который былъ разсмотрѣнъ въ первой части (фиг. 81 — 84), довольно значительна и заключается главнымъ образомъ въ дифференцированіи передняго мозгового пузыря и въ утолщеніи нижнихъ стѣнокъ остальныхъ пузырей,—утолщенія, представляющія зачатки различныхъ частей мозга. Въ переднемъ мозговомъ пузырьѣ образовались утолщенія, обособляющія собственно передній мозгъ отъ промежуточнаго, а на сводѣ передняго пузыря образовался слѣпой трубкообразный отростокъ, составляющій зачатокъ *glandula pinealis*. Верхняя стѣнка промежуточнаго мозга еще не образовалась; она появляется впослѣдствіи. На брюшной стѣнкѣ средняго и промежуточнаго мозговъ образуются утолщенія, дающія начало различнымъ частямъ средняго и промежуточнаго мозга. Въ заднемъ мозгу замѣтно сильное утолщеніе нижней стѣнки (дна); напротивъ, верхняя стѣнка становится тоньше; она превращается въ тончайшую оболочку, прикрывающую полость четвертаго желудочка мозга

и переходящую на передней части въ упомянутое выше углубленіе, зачатокъ *valvula cerebelli*. Въ зачаткѣ мозжечка, кромѣ упомянутаго уже выше утолщенія задней стѣнки, никакихъ другихъ измѣненій не замѣчается.

Изъ этого краткаго описанія видно, что мозгъ вылупившейся стерляди представляетъ уже зачатки всѣхъ отдѣльныхъ частей, различаемыхъ въ развитомъ мозгу и, по-этому мы можемъ, при дальнѣйшимъ описаніи, разсматривать развитіе каждой изъ этихъ частей въ отдѣльности. Начнемъ съ передняго мозгового пузыря.

Къ концу эмбриональнаго развитія на верхней стѣнкѣ передняго пузыря образуется *glandula pinealis*, которую мы встрѣчаемъ у вылупившагося изъ яйца зародыша въ видѣ слѣпой трубочки, направленной слѣпымъ концомъ назадъ. Такъ какъ *glandula pinealis* образуется на заднемъ концѣ передняго мозгового пузыря и сохраняетъ это положеніе даже послѣ образованія промежуточнаго мозга, то съ появленіемъ ее устанавливается граница между переднимъ мозгомъ и лежащими сзади его частями. Образование *glandula pinealis* имѣетъ у многихъ позвоночныхъ животныхъ весьма важное значеніе при расчлененіи мозга. *Glandula pinealis* представляетъ у стерлядей, какъ и у селакій и вѣроятно другихъ рыбъ, не только границу передняго мозга отъ средняго, но вмѣстѣ съ тѣмъ и намѣчаетъ раздѣленіе передняго мозгового пузыря на передній и промежуточный мозгъ, такъ какъ она съ одной стороны отдѣляется отъ средняго, съ другой отъ передняго мозгового пузыря (фиг. 106 Gl. pin.) и расположена между обоими. Въ первыхъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія *glandula pinealis* представляетъ собою зачатокъ промежуточнаго мозга и, какъ увидимъ дальше, образованіе верхней стѣнки промежуточнаго мозга (*tela ventriculi tertii*) находится въ тѣсной связи

съ дальнѣйшимъ развитіемъ этой части мозга. У селахій, у которыхъ образованіе промежуточного мозга и расчлененіе передняго мозгового пузыря на передній и промежуточный мозги изслѣдовано подробнѣе, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ животныхъ, образованіе *glandula pinealis* имѣетъ тоже значеніе, какъ и у стерлядей, какъ это видно изъ изслѣдованій *Бальфура* <sup>(1)</sup>. У селахій долгое время верхняя стѣнка *thalamencephalon* (промежуточного мозга) занята исключительно *glandula pinealis*, по бокамъ которой впоследствии образуются *thalami optici* (*Бальфуръ*), соединенныя между собою заднею комиссурою (*commissura posterior*).

Способъ образованія *glandula pinealis* мнѣ остался неизвѣстнымъ, но, судя по отношенію ея къ крышкѣ передняго мозга, едва ли можно сомнѣваться, что она образуется какъ полный выростъ верхней стѣнки передняго мозга, аналогично съ тѣмъ какъ это описано относительно селахій въ прекрасномъ изслѣдованіи *Бальфура*.

Раздѣленіе передняго мозга на передній и промежуточный мозгъ, обозначившееся появленіемъ *glandula pinealis*, въ слѣдующія стадіи развитія продолжается далѣе. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 107 Gl. pin) *glandula pinealis* отодвигается нѣсколько назадъ, и между основаніемъ ея и желобкомъ, отдѣляющимъ ее отъ передняго мозга, образуется тонкая пластинка, ограничивающая сверху полость промежуточного мозга—третій желудочекъ (фиг. 107 Vt. III). Эта пластинка составляетъ зачатокъ крышки промежуточного мозга (*telum ventriculi tertii*) и образуется по всей вѣроятности вслѣдствіе роста основной части *glandula pinealis*. Одновременно съ образованіемъ зачатка крышки третьяго желудочка при

---

<sup>(1)</sup> A Monograph on the developm. of Elasmobr. fishes стр. 176 и слѣд.

основаніи задней стѣнки *glandula pinealis*, съ боковъ ея образуются утолщенія, которыя могутъ быть обозначены какъ *comissura posterior* и *comissura media* и соединяются непосредственно съ верхней стѣнкой среднего мозга. На болѣе позднихъ стадіяхъ развитія *comissura posterior* утолщается (фиг. 109 Cp) и состоитъ изъ сѣраго и бѣлаго вещества, непосредственно переходящихъ въ таковыя же вещества крышки среднего мозга. На горизонтальныхъ разрѣзахъ двухъ недѣльныхъ рыбокъ можно довольно ясно видѣть форму *comissura media* и отношеніе ея къ *tela ventriculi tertii* и къ стѣнкамъ среднего мозга. *Comissura media* отходитъ въ видѣ двухъ изогнутыхъ утолщеній отъ передней стѣнки среднего мозга, утолщенныхъ при основаніи и утончающихся при соединеніи съ *tela ventriculi tertii* (фиг. 122 Th). Они составляютъ заднюю стѣнку промежуточного мозга и соединяются въ послѣдствіе на границѣ съ среднимъ мозгомъ посредствомъ *comissura posterior*.

*Промежуточный мозгъ* расположенъ между переднимъ и среднимъ мозговыми пузырями въ формѣ клина, основаніемъ котораго будетъ крышка мозга, а верхушка врѣзывается между переднимъ и среднимъ мозгомъ. Сложная форма стѣнокъ его и форма полости третьяго желудочка, обусловливаемая стѣнками, довольно легко можетъ быть изучена при комбинированіи поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ. Изъ разрѣзовъ видно, что полость третьяго желудочка у только что вылупившейся стерляди ограничивается сверху *glandula pinealis* и непосредственно сообщается съ ея полостью; сбоковъ границами ея служатъ утолщенія задней стѣнки воронки (фиг. 106 Lob. O), которыя лежатъ непосредственно подъ крышкою задняго мозга и представляютъ двѣ значительныя массы, соединяющіяся съ одной стороны съ передними мозговыми пузырями, или луч.

не сказать съ утолщеніями наружныхъ стѣнокъ послѣднихъ, съ другой съ утолщенными средними и нижними стѣнками задняго мозга (фиг. 106 O, C., Mob). На этой фигурѣ разрѣзъ прошелъ не совсѣмъ по осевой части мозга и поэтому соединеніе упомянутыхъ утолщеній съ переднимъ мозгомъ видно яснѣе, чѣмъ на слѣдующихъ фигурахъ (107, 108 и 109). Утолщенія, ограничивающія третій желудочекъ съ боковъ и сзади (фиг. 106 Lob. O), которыя я называлъ утолщеніями боковыхъ стѣнокъ воронки, могутъ быть такъ названы потому, что они находятся дѣйствительно на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ во время эмбриональнаго развитія находится воронка, лежащая впереди отъ средней черепной перепоны (Mtb фиг. 106). Такъ какъ эта часть мозга въ послѣдствіи превращается въ часть средняго мозга и именно въ ту, которая соотвѣтствуетъ *pars peduncularis* (Стюда) <sup>(1)</sup> мозга костистыхъ рыбъ, то мы можемъ удержать это названіе для обозначенія упомянутыхъ утолщеній. Мы рассмотримъ эту интересную часть мозга въ послѣдствіи, когда будемъ рѣчь о среднемъ мозгѣ; здѣсь же я замѣчу только что верхнюю границу *pars peduncularis* составляетъ *commissura media*, которая лежитъ между обоими *peduncul'*ами; внизу *pars peduncularis* граничитъ съ воронкою, которая подобно *commissura media* лежитъ между *pars commissuralis* обѣихъ сторонъ. Нижнюю границу промежуточнаго мозга составляетъ *infundibulum* (фиг. 106 Jnf), которая послѣ образованія комиссуральныхъ утолщеній на боковыхъ стѣнкахъ мозга, составлявшихъ прежде ея боковыя стѣнки, значительно сокращается въ объемѣ (ср. фиг. 106 и 107).

---

<sup>(1)</sup> Stieda Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XVIII) Separ. Abdr. стр. 26.

Задняя часть не имеет сужения и является важной частью раз-  
вития. Задняя часть развивается несколько в по-  
длинну и в ширину и образует в конце два попереч-  
ных сужения (фиг. 115, 116).

Задняя часть (Lobi hemisphaerici) объ-  
емистая форма еще не имеет дифференциального развития,  
так как у высших форм она является уже в  
виде сужения части мозга, отделенной со всех сторон  
от остальной массы. В ранних стадиях эмбриональ-  
ного развития (фиг. 106 С) представляют собою  
сравнительно узкие створки мозга на столь  
незначительной части мозга, что при исследовании сзади  
ребра или же просвечивая палочкой гвоздичным и-  
сломом или иглой (фиг. 107, 108 и 109 С) объем перек-  
ных створок увеличивается и у трехветельных мальков  
он уже является заметным и разбитым снаружи на  
два симметричных полушария. Lobi hemisphaerici обра-  
зуются вследствие утолщения боковых створок первична-  
го переднего мозгового пузыря (т. е. зачатка переднего  
и промежуточного мозга). Это утолщение развивается по-  
степенно и достигает наибольших размеров в верхней  
части мозга: отсюда внизу створки переднего мозга посте-  
пенно становятся тоньше. Верхнюю створку переднего мозга  
составляет тонкая пластинка, состоящая из одного слоя  
довольно плоских клеток и образующая свод над по-  
лостью переднего мозга. Lobi hemisphaerici, соединяются  
на верхней части мозга со сводами (фиг. 112 и 113 С) и,  
так как они утолщены наиболее именно в верхней ча-  
сти, а свод представляет тонкую пластинку, то они рѣз-  
ко ограничены от свода, как это видно на поперечных



разрѣзахъ (фиг. 112). Сводъ налегаетъ съ боковъ и спереди на верхній края *lobi hemisphaerici*.

Полость передняго мозга, ограниченная сверху сводомъ и съ боковъ *lobi hemisphaerici*, имѣетъ въ разрѣзѣ форму треугольника обращеннаго основаніемъ вверхъ. Въ верхней части она расширяется въ стороны. По своей относительной величинѣ, эти расширения не могутъ быть сравнены съ боковыми желудочками высшихъ позвоночныхъ животныхъ; такъ какъ, однако, онѣ лежатъ между сводомъ и утолщеніями передняго мозга (*lobi hemisphaerici*), соотвѣтствующими *corpora striata*, то по топографическому положенію представляютъ гомологи боковыхъ желудочковъ.

Въ раннихъ стадіяхъ развитія передній мозгъ не раздѣленъ снаружи на двѣ симметрическіе половины, такъ какъ боковыя утолщенія его т. е. *lobi hemisphaerici* еще недостаточно развиты и не обособляются въ видѣ самостоятельныхъ частей передняго мозга, отдѣльныхъ отъ свода. Въ концѣ третьей недѣли, когда *lobi hemisphaerici* значительно вырастаютъ впередъ и въ стороны, они снаружи пишутся уже въ видѣ обособленныхъ полушарообразныхъ массъ, составляющихъ переднюю часть мозга и соединенныхъ только по срединѣ тонкою пластинкою—сводомъ (фиг. 110 С). Такъ какъ это разростаніе совершается исключительно на счетъ боковыхъ утолщеній, и ни сводъ, ни полость общаго желудочка передняго мозга при этомъ не увеличиваются пропорціонально росту боковыхъ утолщеній, то понятно, что въ развитомъ мозгу взрослыхъ стерлядей *lobi hemisphaerici* будутъ представлять совершенно плотныя тѣла, соединенныя другъ съ другомъ на верху посредствомъ свода и отдѣленные другъ отъ друга съ внутренней стороны полостью передняго желудочка мозга.

До сихъ поръ мы разсматривали передній мозгъ въ отдѣльности, безъ отношенія его къ сосѣднимъ частямъ мозга: промежуточному и среднему мозговымъ пузырямъ. Выше, при описаніи промежуточного мозга было сказано, что сводъ передняго мозга продолжается въ верхнюю стѣнку (крышку) промежуточного мозга и отдѣляется отъ послѣдняго только пережимомъ, который въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія лежитъ при основаніи *glandula pinealis*, впоследствии же помѣщается на передней границѣ *tela ventriculi tertii* и отдѣляетъ послѣднюю отъ передняго мозгового пузыря. Этимъ пережимомъ разграничиваются желудочки передняго мозга отъ третьяго желудочка мозга; оба желудочка соединяются другъ съ другомъ подъ пережимомъ посредствомъ отверстія, которое соотвѣтствуетъ *foramen Monroi* мозга высшихъ животныхъ (фиг. 108 For. Mr).

Боковыя стѣнки передняго мозга граничатъ кзади съ среднимъ мозгомъ. Такъ какъ утолщенія передняго мозга (*lobi hemisphaerici*) доходятъ кзади до средняго мозга, боковыя стѣнки которыхъ также утолщены (*pars peduncularis*), то на горизонтальныхъ разрѣзахъ вся боковая стѣнка переднихъ мозговыхъ пузырей является утолщенной (фиг. 121, 123, 124, 126). Въ раннихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія граница между *lobi hemisphaerici* и *pars peduncularis mesencephali* снаружи мало замѣтна (фиг. 121); обѣ эти части главнымъ образомъ отдѣляются другъ отъ друга съ внутренней стороны, и именно вслѣдствіе того, что *lobi hemisphaerici* становятся тоньше по направленію къ задней части передняго мозга, *pars peduncularis* напротивъ утолщается къ границѣ съ переднимъ мозгомъ. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, соотвѣтственно положенію внутренней границы, снаружи появляется неглубокая бороздка, отдѣляющая боковыя стѣнки передняго и средняго мозга. Эти

бороздка проходитъ сверху внизъ и становится, по мѣрѣ приближенія къ нижней части мозга, мельче, такъ что на горизонтальныхъ разрѣзахъ нижней части мозга (фиг. 125, 126) она уже совершенно незамѣтна. Сравнивая серію горизонтальныхъ разрѣзовъ, проведенныхъ черезъ голову стериади другъ съ другомъ, можно убѣдиться, что бороздка, отдѣляющая боковыя части передняго и средняго мозга, проходитъ въ верхней части мозга на задней границѣ промежуточнаго мозга и отдѣляетъ послѣдній отъ средняго мозга (сравни. фиг. 122, 123 съ 124 и 125). На горизонтальныхъ разрѣзахъ черезъ верхнюю часть мозга видна лишь задняя, такъ и передняя бороздки, ограничивающія промежуточный мозгъ (фиг. 122). На слѣдующемъ же разрѣзѣ (фиг. 123) видна уже только одна задняя бороздка, которая на слѣдующемъ разрѣзѣ (фиг. 124) переходитъ въ бороздку, отдѣляющую боковыя части передняго и средняго мозговыхъ пузырей. Изъ сравненія этихъ трехъ разрѣзовъ между собою можно себѣ составить понятіе о положеніи промежуточнаго мозгового пузыря относительно передняго и средняго пузырей. Промежуточный мозговой пузырь, вклинивается между верхнею частью передняго и средняго мозговыхъ пузырей и ограничивается съ боковъ и снизу, соединяющимися между собою, утолщенными боковыми стѣнками послѣднихъ.

Нижнюю границу передняго мозга составляетъ тонкая пластинка, соединяющая корни обоихъ оптическихъ нервовъ. Эта пластинка въ мозгахъ другихъ животныхъ называется эмбриологами послѣдняго времени (Гетте, Мигалковичъ) пластинкою оптическихъ нервовъ (фиг. 107, 108 Op). Она располагается между переднимъ мозгомъ и *infundibulum*. Пластинка зрительныхъ нервовъ ограничиваетъ снизу полость этихъ нервовъ и на продольныхъ разрѣзахъ отдѣляется ма-

ленькою перемычкою отъ передней стѣнки *infundibulum* (фиг. 107 и 107 No).

Подъ именемъ *infundibulum* мы обозначали въ эмбриональномъ періодѣ развитія весьма значительную часть мозга, лежащую впереди отъ средней черепной перекладины и составляющую часть передняго мозга (до раздѣленія его на передній и промежуточный мозгъ). Такъ какъ въ эмбриональномъ періодѣ развитія, не смотря на утолщеніе нижней и боковыхъ стѣнокъ мозгового зачатка, разница въ толщинѣ стѣнокъ въ различныхъ частяхъ мозга не велика, то *infundibulum* не отдѣляется рѣзкими границами отъ прилежащихъ частей. У вылупившейся рыбки (фиг. 106 и слѣд.), вслѣдствіе утолщенія боковыхъ и нижней стѣнокъ изъ мозговыхъ пузырей,—утолщенія не переходящаго однаю на *infundibulum* (фиг. 106 Inf.),—эта послѣдняя часть мозга ограничивается отъ сосѣднихъ частей и является въ видѣ треугольнаго, сплюсненнаго сзади на передъ отростка, отличающагося на продольныхъ разрѣзахъ незначительной толщиной своихъ стѣнокъ, сравнительно съ остальными частями мозга. На поперечныхъ разрѣзахъ можно легко убѣдиться, что *infundibulum* отдѣляется отъ верхней части промежуточнаго мозга бороздкою, проходящею параллельно основанію мозга т. е. въ горизонтальномъ направленіи. Образование этой бороздки по всей вѣроятности обусловливается расположеніемъ утолщеній въ верхней и нижней частяхъ стѣнокъ промежуточнаго мозга; по своему положенію бороздка соотвѣтствуетъ *sulcus Mongoi*, появляющейся въ мозгахъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Изъ поперечнаго разрѣза, нарисованнаго на фиг. 114 видно, что бороздка лежитъ какъ разъ между верхними утолщеніями стѣнокъ промежуточнаго мозга и нижними (*Lobo* и *Jnf*); такъ какъ при образованіи этихъ утолщеній, какъ видно изъ приложенной

фигуры, стѣнки мозга выпячиваются нѣсколько наружу, то утолщенная часть будетъ являться нѣсколько вдавленной. Эта мѣсто утолщенная часть и приходится какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ лежитъ *sulcus Mongoi*; поэтому я предполагаю, что эта бороздка, раздѣляющая промежуточный мозгъ на верхнюю и нижнюю часть (именно на часть зрительныхъ бугровъ и на воронку), появляется вслѣдствіе утолщеній въ верхней и нижней частяхъ и располагается между этими утолщеніями.

При описаніи промежуточного мозга я говорилъ только о верхней стѣнкѣ его и о такъ называемой *commissura media*, лежащихъ съ боковъ *tela ventriculi tertii*; я не упоминалъ о боковыхъ верхнихъ утолщеніяхъ, о которыхъ сейчасъ была рѣчь, потому что эти утолщенія непосредственно связаны съ *pars peduncularis* среднего мозга и сначала даже не отделились отъ нихъ. Онѣ составляютъ однако въ мозгѣ взрослыхъ стерлядей, какъ и въ мозгѣ костистыхъ рыбъ (<sup>1</sup>), особленную часть, прилегающую только къ педункуламъ т. е. продолженію *partis peduncularis* среднего мозга. Эти утолщенія составляютъ зачатки той части мозга, которую можно назвать, по аналогіи съ мозгомъ костистыхъ рыбъ, зрительными буграми (*thalami optici*). На мозгахъ вылунившихся стерлядей зрительные бугры не отдѣляются отъ *pars peduncularis* и слиты съ ними въ видѣ общаго утолщенія стѣнокъ передняго и среднего мозга. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія можно уже отличить отдѣльныя части этого утолщенія (фиг. 107). На удачныхъ разрѣзахъ можно именно видѣть три отдѣльныхъ части этого утолщенія: среднее изъ нихъ составляетъ *thalami optici* (фиг. 107 Tho), заднее—*pars pe-*

---

(<sup>1</sup>) См. Stieda Über das Nervensystem der Knochenfische. стр. 44.

duncularis или pedunculi, о которыхъ будетъ рѣчь при описаніи средняго мозга.

Что касается передней части утолщенія, которая вмѣстѣ съ тѣмъ будетъ и нижнею, то, судя по положенію этой части мозга относительно thalami и infundibulum (см. фиг. 107 и фиг. 115), я позволяю себѣ высказать предположеніе, что эта часть утолщеній боковыхъ стѣнокъ мозга превращается въ послѣдствіе въ lobi inferiores. У взрослыхъ стерлядей lobi inferiores представляютъ весьма сильно развитыя бугры, лежащія подъ pars peduncularis и отдѣленные спереди и съ боковъ отъ infundibulum; по степени развитія у стерлядей онѣ нисколько не уступаютъ одноименнымъ частямъ мозга костистыхъ рыбъ. Lobi inferiores отдѣлены сверху отъ pars peduncularis бороздкою, которая по своему положенію совершенно соотвѣтствуетъ sulcus Mongoi, описанной нами у зародышей. Какъ та такъ и другая имѣютъ горизонтальное положеніе и отдѣляютъ въ передней части мозга (въ промежуточномъ мозгу) верхнюю — зрительнобугорную и нижнюю — воронковую части. На этомъ основаніи я предполагаю, что нижнее утолщеніе боковой стѣнки промежуточнаго мозга, лежащее книзу отъ sulcus Mongoi и соотвѣтствующее по положенію lobi inferiores, есть зачатокъ этихъ послѣднихъ.

*Средній мозговой пузырь*, какъ было сказано выше, отдѣляется сзади отъ задняго пузыря перешимомъ, составляющимъ зачатокъ мозжечка (стр. 169), или правильнѣе сказать valvula cerebelli, такъ какъ собственно мозжечекъ обособляется и достигаетъ своего развитія весьма поздно, а какъ зачатокъ его является valvula cerebelli. Спереди средній мозгъ отдѣленъ отъ промежуточнаго посредствомъ glandula pinealis. Боковыя стѣнки средняго мозга къ концу эмбриональнаго развитія весьма сильно утолщаются, что до-

казывается тѣмъ, что у вылупившейся стерляди онъ значительно толще, чѣмъ въ позднѣйшихъ описанныхъ мною стадіяхъ развитія. Это утолщеніе, какъ и утолщенія въ переднемъ мозгу, идетъ по всей вѣроятности весьма быстро къ концу эмбриональнаго періода развитія, такъ какъ у сравнительно весьма развитыхъ зародышей (на 8-й день развитія) боковыя и нижнія стѣнки мозга сравнительно съ такими же вылупившимися зародышей весьма слабо утолщены.

Для того чтобы лучше ориентироваться относительно развитія среднего мозга, представляющаго довольно сложное строеніе, я считаю нужнымъ сказать нѣсколько словъ о строеніи среднего мозга взрослыхъ стерлядей, тѣмъ болѣе что анатомія мозга ганондъ (и осетровъ въ особенности) до сихъ поръ очень мало изслѣдована. Средній мозгъ стерляди по своему строенію очень похожъ на соотвѣтствующую ему часть мозга костистыхъ рыбъ, извѣстную подъ названіемъ *lobi optici* <sup>(1)</sup> или *lobi bigemini*. Какъ у костистыхъ рыбъ, въ среднемъ мозгу стерляди можно различать: 1) крышку (*tectum lobii optici*, или лучше *tectum mesencephali*), 2) *pars reticularis*, составляющій утолщеніе боковыхъ и нижней стѣнокъ среднего мозга и соединяющійся впереди съ *lobi anteriores*, взади съ *pars commissuralis* задняго мозга, и наконецъ 3) внутреннюю мозговую массу (*torus longitudinalis* и *tori semicirculares Halleri*), разгораживающую полость среднего мозга на двѣ части: верхнюю, которую обозначаютъ какъ *ventriculus lobii optici* и нижнюю, которую можно назвать въ отличіе отъ верхней *aquaeductus Sylvii*. Отношеніе между этими частями слѣдующее. Крышка (*tectum mesen-*

---

(<sup>1</sup>) См. Stieda. Unters. über das Nervens. der Knochenf. (Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XVIII. Sep. Abdr. стр. 26 и стр. 40—44.

cephali) представляет сравнительно довольно тонкую пластинку, раздѣленную продольною бороздкою на двѣ полу-круглыя выпуклыя части, срастающіяся своими краями съ верхнимъ краемъ боковыхъ стѣнокъ mesencephali (pars peduncularis). Къ краямъ крышка среднего мозга значительно утолщается. Pars peduncularis, составляющая боковую и нижнюю стѣнку mesencephali находится и по развитію и въ анатомическомъ отношеніи въ ближайшей связи съ tori, образующими какъ мы увидимъ изъ исторіи развитія одну общую массу, раздѣляющуюся впоследствии бороздками на три части (два tori semicirculares и одинъ torus longitudinalis). Pars peduncularis тянется отъ продолговатаго мозга (отъ pars commissuralis) къ переднему мозгу. Въ области среднего мозга, въ внутренней стѣнкѣ pars peduncularis прикрѣпляются спайками съ каждой стороны torus semicircularis, которыя отсюда направляются внутрь, къ центру среднего мозга и здѣсь спаиваются вмѣстѣ съ torus longitudinalis. Вся эта внутренняя часть среднего мозга, перегородивающая въ срединѣ его полость виситъ свободно внутри среднего мозга на двухъ описанныхъ сейчасъ спайкахъ. Спайки, поддерживающія tori лежатъ въ задней части среднего мозга, близко возлѣ pars commissuralis и вслѣдствіе этого отчасти соединяются съ упомянутою сейчасъ частью задняго мозга и съ мозжечкомъ. Если осторожно снять tectum mesencephali и отдѣлить мозжечекъ отъ боковыхъ стѣнокъ продолговатаго мозга, то обнаживши полость среднего и задняго мозга, можно убѣдиться, что на нижней части мозжечка находятся волокна, непосредственно переходящія въ tori semicirculares и служащія для соединенія послѣднихъ съ мозжечкомъ.

Познакомившись вкратцѣ съ строеніемъ среднего мозга взрослыхъ стерлядей, мы можемъ теперь перейти къ развитію описанныхъ сейчасъ частей его. Какъ видно на про-



дольныхъ разрѣзахъ, верхняя стѣнка среднего мозга у выплывшейся стерляди (фиг. 106 Crgb), сравнительно съ боковыми стѣнками и нижнею, очень мало утолщена. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія (фиг. 107) она утолщается; это утолщеніе усиливается сзади на передъ. Въ передней части среднего мозга, на границѣ съ *glandula pinealis* крышка среднего мозга достигаетъ наибольшей толщины. Изъ положенія крышки относительно остальныхъ частей нетрудно вывести заключеніе, что она превращается въ *testum loborum bigeminorum* (*mesencephali*). У трехнедѣльныхъ стерлядокъ (фиг. 110 Cor. b.) *testum* раздѣляется уже продольною бороздою на двѣ симметрическія половины. Утолщенные боковыя стѣнки среднего мозга, непосредственно соединяющіеся съ утолщеніями передняго мозга — *lobi anteriores* и *thalami optici*, даютъ начало *pars peduncularis cerebri* и связаннымъ съ ними *tori*. Мы видѣли уже при описаніи развитія промежуточнаго мозга, что это утолщеніе раздѣляется поперечными бороздками на три части, изъ которыхъ задняя служитъ зачаткомъ *pars peduncularis*. Верхняя внутренняя часть ея, какъ и въ другихъ частяхъ мозга состоитъ изъ сѣраго вещества, нижняя наружная — изъ бѣлаго, составляющаго продолженіе бѣлаго вещества спиннаго и продолговатаго мозговъ. На поперечныхъ разрѣзахъ можно прослѣдить какъ ходъ *pars peduncularis*, такъ и отношеніе ея къ внутренней гангліозной массѣ, составляющей зачатокъ *tori*. Внутренняя гангліозная масса происходитъ, — какъ можно было догадаться изъ ея анатомическаго строенія, — черезъ сращеніе *pars peduncularis* въ срединѣ среднего мозга. Сравнивая рядъ поперечныхъ разрѣзовъ начиная съ передней части мозга по направленію назадъ, можно убѣдиться въ совершенной правильности этого заключенія. На фиг. 115, 116 и 117 представлены три разрѣза изъ край-

нихъ пунктовъ средняго и промежуточнаго мозга, которыя хотя не представляютъ полной картины постепеннаго срастанія *pars peduncularis* обѣихъ сторонъ мозга для образованія *tori*, но могутъ служить къ объясненію самаго процесса образованія этихъ частей. Фиг. 115 представляетъ разрѣзъ изъ задней части промежуточнаго мозга; на разрѣзѣ видны боковыя утолщенія, сходящіяся въ нижней части мозга на границѣ зрительнобугорной и воронковой частей. На фиг. 116 нарисованъ разрѣзъ черезъ среднюю часть *mesencephali*. Полость средняго мозга раздѣлена на разрѣзѣ на двѣ части: верхнюю, довольно широкую и невысокую полость, прикрытую сверху *tectum mesencephali* и нижнюю, являющуюся въ видѣ довольно маленькаго канала четырехъугольной формы, вытянутой кверху и книзу. Первая изъ этихъ полостей (фиг. 116 V. M.) есть *ventriculus loborum bigeminorum*, вторая (фиг. 116 Aq. S) составляетъ *aqueductus Sylvii*. Гангліозная масса раздѣляющая обѣ полости другъ отъ друга непосредственно продолжается въ утолщенія боковыхъ стѣнокъ мозга (Pr). Эта гангліозная масса и составляетъ зачатокъ того гангліознаго утолщенія, которое можетъ быть обозначено подъ именемъ *tori*. Оно еще не имѣетъ и слѣдовъ раздѣленія на *torus longitudinalis* и на *tori semicirculares*, но образованіе его изъ двухъ симметрическихъ половинокъ и именно изъ боковыхъ утолщеній (*pars peduncularis*) видно уже изъ распредѣленія сѣраго вещества. Сѣрое вещество, скопляющееся на той сторонѣ *pars peduncularis*, которая обращена къ полости средняго мозга, окружаетъ *aqueductus Sylvii* и отсюда подымаясь кверху образуетъ кору *pars peduncularis*; такимъ образомъ въ сѣромъ веществѣ можно различить двѣ симметричныя половины, сходящіяся въ срединѣ и переходящія книзу въ окружность *aqueductus Sylvii*. Форма Сильвіева водопровода представляетъ

также указаніе на первоначальное соединеніе его съ желудкомъ двухолмія. Изслѣдуя разрѣзы слѣдующія за фиг. 117, мы переходимъ въ ту область гдѣ срастанія *pars peduncularis* оканчивается т. е. переходимъ за заднюю границу *torgi*; полость продолговатаго мозга въ этомъ мѣстѣ состоитъ изъ тѣхъ же частей, какъ и въ среднемъ мозгу; здѣсь мы встрѣчаемъ и верхнюю часть соотвѣтствующую *ventriculus loborum bigeminorum* и часть соотвѣтствующую *aquaeductus*, но обѣ онѣ соединены и вмѣстѣ обѣ полости представляютъ Т-образную форму. Слѣдя за постепеннымъ рядомъ разрѣзовъ, мы приходимъ къ заключенію, что всѣ отдѣльныя части мозга: *pars peduncularis*, *torgi*, *pars commissuralis*, черезъ которую прошелъ разрѣзъ фиг. 118 и 119 представляютъ части одного утолщенія боковыхъ и нижней стѣнокъ, идущаго отъ продолговатаго мозга вплоть до *lobi anteriores*.

*Задній мозговой пузырь*, какъ видно изъ первыхъ стадій развитія головного мозга, очень рано обособляется сначала съ боковъ, а за тѣмъ и сверху отъ переднихъ двухъ мозговыхъ пузырей. Отдѣленіе его сбоку происходитъ вслѣдствіе расширения его въ передней части, непосредственно прилегающей къ переднимъ пузырямъ; отдѣленіе сверху совершается вслѣдствіе образования на его передней границѣ пережима, который составляетъ, какъ сказано выше, зачатокъ *valvula cerebelli*. Съ появленіемъ этого пережима въ заднемъ мозговомъ пузырьѣ можно различить двѣ части: переднюю состоящую изъ утолщенной и углубленной верхней стѣнки и соотвѣтственной ей нижней стѣнки и заднюю состоящую изъ всей остальной части задняго мозгового пузыря. Изъ передней части образуется мозжечекъ съ *valvula cerebelli* и съ тѣмъ отдѣломъ продолговатаго мозга, который по примѣру *Стиды* (для костистыхъ рыбъ) можетъ быть названъ *pars commissuralis*; изъ задней части образуется про-

долговатый мозгъ. Обѣ части задняго мозгового пузыря не могутъ быть рассматриваемы какъ отдѣльные вторичные мозговые пузыри, такъ какъ онѣ не отдѣляются другъ отъ друга снаружи и имѣютъ одну нераздѣльную полость. Образование мозжечка, хотя оно и сопровождается отдѣленіемъ *pars commissuralis* въ нижней стѣнкѣ задняго пузыря, тѣмъ не менѣе не гомологично съ раздѣленіемъ передняго мозгового пузыря на передній и промежуточный мозгъ, такъ какъ въ последнемъ случаѣ съ раздѣленіемъ связано и раздѣленіе полости первичнаго передняго мозгового пузыря на двѣ части (передній, или боковыя желудочки съ одной стороны и третій желудочекъ съ другой), тогда какъ въ первомъ такого раздѣленія не бываетъ.

Для того, чтобы уяснить себѣ отношеніе зачатка *valvulae cerebelli* къ *pars commissuralis* т. е. верхней стѣнки передней части задняго мозгового пузыря къ его нижней части, надо имѣть въ виду что пережимъ верхней стѣнки, составляющій зачатокъ *valvula cerebelli*, появляется какъ разъ противъ средней черепной перекладины, приподнимающей нижнюю утолщенную стѣнку задняго мозга кверху (фиг. 106 Mtb), 2) что, вслѣдствіе давленія средней черепной перекладины, передняя часть нижней утолщенной стѣнки задняго пузыря принимаетъ почти вертикальное положеніе и становится подъ угломъ къ задней части этой стѣнки (фиг. 109 P. c.). Еще въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія эта передняя стѣнка отдѣляется отъ примыкающей къ ней стѣнки средняго мозгового пузыря (фиг. 106 Tho) бороздкой. Такимъ образомъ передняя нижняя стѣнка представляетъ уже въ раннихъ стадіяхъ развитія мозга болѣе или менѣе обособленную часть мозга; впослѣдствіе обособленіе ее идетъ еще сильнѣе, такъ какъ между нею и заднею-горизонтальною стѣнкою образуется довольно глубо-

кій желобъ (фиг. 107, 108 и 109). Эта та вертикальная нижняя стѣнка задняго мозговаго пузыря и составляетъ зачатокъ *ragus commissuralis*. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться что *ragus commissuralis* представляетъ два симметрическія утолщенія боковыхъ и нижней стѣнокъ задняго пузыря граничація на верху съ тонкой верхней его стѣнкой. На верху эти утолщенія соединяются съ основаніемъ *valvula cerebelli*, какъ это видно на нѣкоторыхъ продольныхъ разрѣзахъ, проходящихъ не чрезъ средину головы а вѣсколько сбоку (фиг. 108). Впослѣдствіе, у взрослыхъ стерлядей, это соединеніе ведетъ къ образованію комиссуръ между мозжечкомъ и продолговатымъ мозгомъ.

*Valvula cerebelli* представляетъ въ равныхъ стадіяхъ развитія углубленіе верхней стѣнки мозга, лежащее между заднимъ и среднимъ мозговыми пузырями и имѣющее поперечное направленіе. Уже въ первыхъ стадіяхъ развитія задняя пластинка (фиг. 106 *Serb.*) его утолщается сравнительно съ переднею; это утолщеніе усиливается въ слѣдующія стадіи развитія и представляетъ зачатокъ собственно *valvulae* и мозжечка. Мозжечокъ развивается однако весьма поздно, и по этой причинѣ развитіе его не было мною прослѣжено. Я замѣчу здѣсь только, что мозжечекъ у стерлядей состоитъ изъ двухъ половинъ, раздѣленныхъ другъ отъ друга продольною бороздкою. Каждая половина соединяется основною своею частью съ *ragus peduncularis* соотвѣтствующей стороны. Такое строеніе мозжечка можетъ быть объяснено развитіемъ его и вытекаетъ изъ указаннаго сейчасъ соединенія *ragus commissuralis* каждой стороны съ задней стѣнкой *valvulae cerebelli*.

Передняя стѣнка *valvulae cerebelli* утолщается очень мало; она соединяется верхнимъ своимъ краемъ съ заднимъ краемъ *tectum mesencephali* (фиг. 106 *Srbg.*). Эти же отноше-

нія ея въ крышкѣ средняго мозга сохраняется и въ послѣдствіи. Передняя стѣнка *valvulae cerebelli* превращается въ заднюю стѣнку средняго мозга, такъ какъ это описано у костистыхъ рыбъ *Стидою* <sup>(1)</sup>.

Зачатокъ продолговатаго мозга т. е. задняя часть задняго мозгового пузыря въ общихъ чертахъ похожа на спинной мозгъ и отличается отъ него тѣмъ что верхняя его стѣнка, крышка четвертаго желудочка, очень тонка, тогда какъ боковыя стѣнки являются весьма сильно утолщенными. Вслѣдствіе такого характера стѣнокъ продолговатаго мозга (фиг. 106—109, фиг. 118—121 Mob) полость его также имѣетъ характерную форму. Она состоитъ изъ двухъ соединенныхъ между собою каналовъ: верхняго расширеннаго и задняго суженнаго. Расширенная верхняя часть полости прикрывается тонкою верхнею стѣнкою и *valvula cerebelli*, нижняя часть ограничивается утолщенными боковыми стѣнками. Такъ какъ утолщенные боковыя стѣнки довольно рѣзко отграничиваются отъ крышки и близко подходят верхними своими краями къ верхней стѣнкѣ продолговатаго мозга, то полость четвертаго желудочка имѣетъ въ разрѣзѣ форму буквы Т, въ которой вертикальная палочка будетъ изображать вертикальную, горизонтальная—горизонтальную часть полости.

Въ заключеніе этого обзора главныхъ явленій развитія головного мозга я прибавлю нѣсколько словъ о *истологическихъ измѣненіяхъ* его въ рассматриваемый періодъ (отъ вылупленія до 3-й недѣли пост-эмбриональнаго развитія). Изъ описанныхъ уже измѣненій разныхъ частей головного мозга ясно, что во всѣхъ головныхъ пузыряхъ верхняя и нижняя

---

<sup>(1)</sup> *Stieda*. Nervens. der Knochenfisch. (Zeits. f. wiss. Zool. Bd. XVIII стр. 28 Separatabdr.).

стѣнка развиваются различно: верхняя стѣнка тонка и, если въ нѣкоторыхъ частяхъ утолщается, то эти утолщенія сравнительно съ толщиной нижней и боковыхъ стѣнокъ очень незначительны. Въ связи съ этимъ форменнымъ различіемъ въ стѣнкахъ мозговыхъ пузырей, является и разница въ ихъ гистологическомъ строеніи. Въ верхней стѣнкѣ за исключеніемъ только промежуточнаго мозга не существуетъ бѣлаго вещества; вся стѣнка состоитъ изъ нервныхъ клѣтокъ. Напротивъ, въ нижней стѣнкѣ весьма рано обособляется периферическое бѣлое вещество отъ центрального сѣраго. Это обособленіе совершается одновременно съ таковымъ же въ спинномъ мозгу т. е. еще во время эмбриональнаго развитія. Все сказанное объ этомъ процессѣ въ описаніи развитія спиннаго мозга относится и къ головному. Разница между обонными мозгами заключается только въ группировкѣ клѣтокъ сѣраго вещества, которое въ различныхъ частяхъ мозга различно, но въ общемъ сохраняетъ тотъ же типъ какъ и въ спинномъ мозгу т. е. непосредственно окружаетъ полости мозга.

---

Если изслѣдованіе развитія важно для выясненія строения головного мозга и взаимныхъ отношеній отдѣльных его частей у различныхъ позвоночныхъ животныхъ, то оно особенно важно для мозга рыбъ, относительно котораго существуетъ такое множество самыхъ разнорѣчивыхъ мнѣній и толкованій. Различныя части мозга въ одномъ и томъ же порядкѣ рыбъ называются различными названіями, и гомогія ихъ съ частями мозга лучше изученныхъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ истолковывается далеко не одинаково. Я не считаю возможнымъ входить здѣсь въ подробный обзоръ чрезвычайно обширной литературы, касающейся этого

предмета и ограничусь только ссылкой на сочиненіе *Стиды* <sup>(1)</sup>, въ которомъ находится полный обзоръ литературы и группировка мнѣній различныхъ наблюдателей. Изъ различныхъ мнѣній относительно значенія частей рыбьяго мозга, приведенныхъ *Стидою* и группированныхъ имъ въ 3 главные группы, видно что главнымъ пунктомъ разногласія служитъ средній и промежуточный мозгъ (*lobi optici* и *thalami optici*, *lobi ventriculi tertii*). Одни считаютъ *lobus opticus* гомологомъ передней части четыреххолмія высшихъ позвоночныхъ животныхъ, другіе видятъ въ немъ не только гомологъ четыреххолмія, но и гомологъ промежуточнаго мозга. *Стида*, опираясь на свои анатомическія изслѣдованія и на анатомо-эмбриологическія изслѣдованія *Тидеманна*, поддерживаетъ взглядъ *Тидеманна*, нѣсколько видоизмѣняя ее. Такъ какъ номенклатура *Стиды* совершенно согласуется съ эмбриологическими фактами и въ общихъ чертахъ та же самая, которую я употреблялъ при описаніи развитія мозга то я вкратцѣ приведу здѣсь главныя основанія его выводовъ. Передній отдѣлъ мозга (*lobi anteriores*) *Стида* считаетъ гомологами гемисферъ и *corpora striata* высшихъ позвоночныхъ; отдѣлъ, связывающій переднія части мозга съ *lobi optici* (*Stieda*) или съ *corpora bigemina* соотвѣтствуетъ *thalami optici*, *lobi inferiores* и *trigonum fissum*—*tuber cinereum*; *tectum lobi optici*—*corpora bigemina pars peduncularis*—*pedunculi cerebri*, *ventriculus lobi optici*—сильно расширенному *aquaeductus Sylvii*; *valvula cerebelli*—*velum medullare superius*; *cerebellum* и *medulla oblongata* соотвѣтствуютъ одноименнымъ частямъ мозга высшихъ позвоночныхъ. Съ этимъ мнѣніемъ въ общихъ чертахъ согла-

<sup>(1)</sup> *Stieda* loc. cit (Zeitschs. f. wiss. Zool. Bd. XVIII стр. 62—64)



сень и Фритшъ<sup>(1)</sup>, одинъ изъ новѣйшихъ наблюдателей, изслѣдовавшихъ мозги рыбъ, хотя онъ принимаетъ за промежуточный мозгъ также и часть среднего мозга. Совершенно иное мнѣніе было высказано лѣтъ десять тому назадъ Миклухо-Маклаемъ относительно мозга салахій<sup>(2)</sup> и поддерживается въ настоящее время отчасти Гюенбауромъ<sup>(3)</sup>. Разница во взглядѣ Миклухо отъ приведеннаго сейчасъ взгляда заключается въ томъ, что этотъ наблюдатель считаетъ промежуточный мозгъ за соединительный мостикъ между гемисферами и зрительными буграми. Вслѣдствіе такого толкованія, по Миклуху, всѣ послѣдующія за этимъ мостиковъ части получаютъ совершенно иное значеніе чѣмъ по Гидеманну, Стидю и Фритшу, то что составляетъ согрога bigemina — Миклухо принимаетъ за зрительные бугры (thalami optici), мозжечекъ — за согрога bigemina, продолговатый мозгъ — за мозжечекъ и продолговатый мозгъ вмѣстѣ. Взглядъ Миклухо былъ подвергнутъ критикѣ со многихъ сторонъ и не нашелъ почти нигдѣ подтвержденія. Сначала Стидъ<sup>(4)</sup> доказалъ несостоятельность его, опираясь на свои изслѣдованія мозга костистыхъ рыбъ. Потомъ Гексли<sup>(5)</sup> тѣмъ же анатомическимъ путемъ и на основаніи эмбриологическихъ фактовъ пришелъ къ заключенію, что взглядъ Миклухо основывается на невѣрномъ истолкованіи эмбриологическихъ фактовъ. Наконецъ къ тому же заключенію

---

(<sup>1</sup>) *Fritsch*. Bericht. über eine wissenschaftl. Exped. nach Klein-Asien. Berliner acad. Monatsberichts. 1875 стр. 314. Новое сочиненіе Фритша я получилъ только во время печатанія моей работы, поэтому не могу сослаться на него.

(<sup>2</sup>) *Beiträge zur. vergl. Neurologie der. Wirbelthiere*.

(<sup>3</sup>) *Grundriss der vergl. Anatomie* 2-я Aufl. 1878 стр. 527 и 528.

(<sup>4</sup>) *Stieda*. Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere стр. 163—165 (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie* Bd. XX).

(<sup>5</sup>) *Proceed. of. Zoolog. Society* 1876.

пришелъ и *Бальфуръ* <sup>(1)</sup> на основаніи обстоятельныхъ эмбриологическихъ изслѣдованій надъ цѣлымъ рядомъ селахій.

Взглядъ *Гегенбаура* (loc. cit. стр. 527 и 528) согласуется съ взглядомъ *Миклухо-Маклая* на мозгъ селахій въ томъ, что *Гегенбауръ*, также какъ и *Миклухо* не принимаетъ части, лежащей между переднимъ и среднимъ мозгомъ, за промежуточный мозгъ. Впрочемъ въ послѣднемъ изданіи его *Grundriss* объ этой именно части мозга, также какъ и о среднемъ мозгѣ находятся довольно противорѣчивыя указанія, изъ которыхъ нельзя себѣ составить яснаго понятія о гомологіи мозга селахій съ мозгомъ другихъ рыбъ. Такъ въ одномъ мѣстѣ *Гегенбауръ* говоритъ, что „промежуточный мозгъ у селахій ясно отдѣленъ отъ средняго мозга“ (стр. 529), а черезъ нѣсколько строчекъ о среднемъ мозгѣ онъ говоритъ: „что у селахій онъ (средній мозгъ) долженъ быть соединеннымъ съ промежуточнымъ мозгомъ“.

Различіе въ названіяхъ, которыя даются частямъ мозга селахій различными наблюдателями, въ сущности было бы не особенно важно, если бы оно не указывало на отсутствіе критеріевъ для сравнительно-анатомической оцѣнки мозга различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Большая или меньшая произвольность въ названіи частей мозга и въ толкованіи ихъ гомологіи, нарушающая стройныя представленія о гомологіи мозга, составляетъ слѣдствіе этого отсутствія критеріевъ.

Развитіе головного мозга у различныхъ позвоночныхъ животныхъ характеризуется такими типическими и для всѣхъ представителей этого типа общими признаками, что сравнительно-анатомическіе выводы изъ эмбриологическихъ фактовъ

---

<sup>(1)</sup> A Monograph of the develop. of Elasmobr. Fishes стр. 182.

не должны были бы представлять особых затруднений. Еще со временъ *Бэра*, давшего первое прекрасное описаніе развитія мозга, стало извѣстнымъ, что у позвоночныхъ зачатокъ головного мозга раздѣляется сначала на три, за тѣмъ на пять частей, которые извѣстны подъ именемъ мозговыхъ пузырей. Въ настоящее время мы знаемъ, что мозговые пузыри являються у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ въ эмбриональномъ состояніи (исключая *Amphioxus*) и что они даютъ гомологичныя части мозга различныхъ животныхъ. Дефинитивное развитіе мозговыхъ пузырей у разныхъ классовъ позвоночныхъ представляетъ свои особенности, соответствующія особенностямъ анатомическаго строенія ихъ мозга; первыя же явленія развитія остаются общими для всѣхъ. Это то общія примитивныя явленія и должны служить главнымъ исходнымъ пунктомъ сравненія и установленія гомологіи для мозговъ различныхъ порядковъ позвоночныхъ. Мы видѣли выше, что главною причиною разногласія въ толкованіи отдѣльныхъ частей мозга селакій служитъ промежуточный мозгъ и что обозначеніе послѣдующей частей мозга зависитъ оттого, какая именно часть мозга принимается за промежуточный мозгъ. Сравнивая развитіе мозга различныхъ позвоночныхъ другъ съ другомъ можно однако легко найти, каково положеніе промежуточнаго мозга, другія весьма характерныя признаки для этой части, которые, будучи общими для всѣхъ позвоночныхъ животныхъ, позволяютъ весьма легко ориентироваться относительно этой части мозга. Такимъ характернымъ признакомъ является *glandula pinealis*, которая существуетъ у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ и вслѣдствіе этого появляется довольно рано; она лежитъ всегда въ задней части промежуточнаго мозга, почти на границѣ его съ среднимъ мозгомъ. Такими же характерными особенностями отличается и развитіе мозжечка. У всѣхъ позвоночныхъ жи-

вотныхъ та часть мозга, въ которой является въ послѣдствіе мозжечокъ, обозначается желобомъ, составляющимъ зачатокъ *valvulae cerebelli* или *velum medullare superius*. Установивши разъ эти два главныя пункта въ эмбриональномъ мозгу: *glandula pinealis* и *valvula cerebelli*, мы обозначаемъ вмѣстѣ съ тѣмъ границы средняго мозга (*corpora bi—или quadrigemina*), а коль скоро найдены пограничныя пункты для промежуточнаго и средняго мозговъ и мозжечка, то положеніе передняго и задняго мозговъ уже опредѣляется само собою. Прилагая высказанныя сейчасъ соображенія относительно характерныхъ пунктовъ на верхней поверхности мозга къ мозгу салахій, мы легко можемъ опредѣлить какую именно часть мозга слѣдуетъ у нихъ называть промежуточнымъ и среднимъ мозгомъ. На основаніи эмбриологическихъ данныхъ, изложенныхъ подробно въ монографіи *Бальфура* <sup>(1)</sup>, мы несомнѣнно должны придти къ заключенію, противоположному взгляду *Миклухо* и согласному съ взглядомъ *Бальфура*.

При описаніи развитія мозга мы видѣли, 1) что нижняя поверхность мозга приподнимается вверхъ среднею черепною перекладивою и 2) что средняя черепная перекладина лежитъ тотчасъ же впереди конца *chordae dorsalis*. Такъ какъ у стерлядей противъ средней черепной перекладины на верхней стѣнкѣ мозга лежитъ желобокъ составляющій зачатокъ *valvula cerebelli*, отдѣляющій задній мозгъ отъ средняго, то средняя черепная перекладина, а вмѣстѣ съ тѣмъ и передній конецъ хорды разграничиваютъ другъ отъ друга 2 части мозга: переднюю и заднюю. Первую я предложилъ назвать *превертебральною*, вторую *вертебральною*.

---

<sup>(1)</sup> Balfour loc. cit. стр. 174—184.

желая этимъ выразить соотвѣтствіе въ раздѣленіи мозга съ раздѣленіемъ черепа на таковыя же части. Превертебральная часть обнимаетъ собою передній, промежуточный и средний мозги, вертебральная — мозжечекъ и продолговатый мозгъ (*Hinterhirn* и *Nachhirn*, *Metencephalon* и *Elencephalon*). Вслѣдствіе указанного сейчасъ положенія средней черепной перекладины и конца хорды, обѣ эти части черепа имѣютъ для морфологіи мозга чрезвычайно важное значеніе, соотвѣтствующее ихъ значенію для метамеріи черепа. Средняя черепная перекладина отдѣляетъ, какъ сказано было выше, переднюю стѣнку задняго мозга отъ *infundibulum*. Когда въ мѣстѣ зачаткѣ черепа начинаютъ образоваться *trabeculae*, то *infundibulum* помѣщается въ углубленіи, происходящемъ въ мѣстѣ соединенія *trabeculae* съ вертебральною частью черепа. Это углубленіе (*fossa hypophyseos*) составляетъ самую постоянную часть черепа; въ немъ помѣщается *hypophysis cerebri* у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ и оно составляетъ заднюю часть трабекулярнаго отдѣла черепа, отдѣляемаго отъ вертебральной средней черепной перекладной спинкой турецкаго сѣда).

Указанныя сейчасъ отношенія головного мозга въ черепѣ характерны для всѣхъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ существуетъ черепъ и мозгъ, состоящій изъ нѣсколькихъ частей — дериватовъ мозговыхъ пузырей. Известно, что изъ всѣхъ позвоночныхъ животныхъ одинъ только *Amphioxus* представляетъ въ этомъ случаѣ исключеніе, такъ какъ вмѣсто головного мозга у него находится полое расширение спинномозговой трубки, дающее отъ себя двѣ пары нервовъ, снабжающихъ первыми волоннами переднюю часть тѣла. Это расширение принимается обыкновенно за головной мозгъ и толкуется въ смыслѣ гомологіи съ мозгомъ остальныхъ позвоночныхъ животныхъ. различно. Одни (Лейкартъ

и Пагенштехеръ) <sup>(1)</sup> считаютъ его гомологомъ продолговатаго мозга, принимая, что полость его гомологична четвертому желудочку; другіе (Гексли) <sup>(2)</sup> за задній и средній мозгъ; третьи считаютъ его полость гомологичною всѣмъ тремъ первичнымъ мозговымъ пузырямъ вмѣстѣ, и наконецъ Лангермансъ <sup>(3)</sup> находятъ въ немъ *bulbus* и *ventriculus olfactorius*, что конечно предполагаетъ существованіе въ мозгу *Amphioxus* также гомологовъ и вторичныхъ переднихъ мозговыхъ пузырей, изъ которыхъ обыкновенно и берутъ начало обонятельные луковицы. Морфологическое значеніе мозга *Amphioxus* опредѣляется какъ его анатомическимъ строеніемъ и отношеніемъ къ хордѣ, такъ и развитіемъ, которое отличено изучено Ковалевскимъ <sup>(4)</sup>. Изъ анатоміи *Amphioxus* известно, что передній конецъ мозга лежитъ позади передняго конца *chordae dorsalis*, слѣдовательно занимаетъ положеніе исключительное въ ряду мозговъ остальныхъ позвоночныхъ животныхъ. Такое отношеніе мозга къ хордѣ развивается постепенно по мѣрѣ развитія животнаго. У молодыхъ зародышей (на 16 часу развитія) передній конецъ хорды лежитъ немного позади передняго конца мозговой трубки (см. Ковалевскій *loc. cit.* фиг. 21); но уже весьма скоро передній конецъ зародыша вмѣстѣ съ хордою вырастаетъ, тогда какъ нервная трубка растетъ гораздо медленнѣе и уже у 24 часовыхъ зародышей (см. Ковалевскій *loc. cit.* фиг. 23) передній конецъ хорды лежитъ впереди нервной трубки. Ре-

<sup>(1)</sup> Müll. Arch. 1856 г. стр. 561.

<sup>(2)</sup> Proceed. Royal Soc. 1874 Dec. 17.

<sup>(3)</sup> Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus* (Arch. f. micr. Anal. Bd. XII 1875).

<sup>(4)</sup> Entwickl. des *Amph. lanceolatus* въ Mem. de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersburg Tome XI № 4.

зультатомъ этихъ послѣднихъ измѣненій въ отношеніяхъ хорды къ нервной трубкѣ является такое положеніе нервной трубки, какое встрѣчается у взрослыхъ амфіоксовъ. Спрашивается: можемъ ли мы найти въ мозгу амфіокса части гомологичныя переднимъ частямъ мозга другихъ позвоночныхъ и ихъ полостямъ? Отвѣтъ на этотъ вопросъ можетъ быть только отрицательный. Изъ исторіи развитія амфіокса видно, что мозгъ его никогда не переходитъ границъ хорды, а слѣдовательно въ мозгу этой рыбы мы можемъ различать только вертебральныя, но не превертебральныя части мозга. Слѣдовательно, мы не имѣемъ никакого повода искать въ немъ гомолога какихъ либо другихъ полостей, кромѣ полости четвертаго желудочка, которая у всѣхъ позвоночныхъ находится въ вертебральной части мозга.

Установленіе правильнаго взгляда на строеніе мозга амфіокса и главнымъ образомъ на его значеніе, сравнительно съ мозгами другихъ позвоночныхъ животныхъ, чрезвычайно важно для морфологіи мозга позвоночныхъ. Въ мозгу зародышей амфіокса мы встрѣчаемъ самую примитивную форму головного мозга, форму, которая является у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ во время эмбриональнаго развитія мозга. У всѣхъ <sup>(1)</sup> мозговая трубка въ раннія стадіи развитія оканчивается на одномъ уровнѣ съ концомъ хорды, и слѣдовательно у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ первоначально развивается вертебральная часть мозга. На этомъ основаніи мы въ правѣ считать вертебральную часть мозга за примитивную форму мозга, которая въ чистомъ своемъ видѣ встрѣчается только у амфіокса. Развитіе мозговъ всѣхъ

---

<sup>(1)</sup> Ср. рисунокъ Кальберла (Gegenbaurs Grundriss der vergl. Anatomie 2-te Auflage стр. 563 фиг. 304); Götze (Unke) фиг. 36, 37 и 38; Mihalkovics (Entwick. des Gehirnes).

остальных позвоночных животных сводится главным образом 1) къ образованію превертебральной части мозга черезъ удлиненіе вертебральной и 2) къ расчлененію превертебральной части, выражающемуся первоначально въ появленіи мозговыхъ пузырей, изъ которыхъ развиваются различныя части мозга. Развѣтіе этихъ отдѣльныхъ частей мозга обуславливаетъ собою различныя формы мозга у разныхъ позвоночныхъ животныхъ. Какъ извѣстно еще изъ изслѣдованій Бэра, въ общихъ чертахъ начало развитія у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ совершенно одинаково, и только въ послѣдствіи различныя части мозга позвоночныхъ по степени и по формѣ дифференцированія становятся различными. Выше были указаны мною пункты въ мозгу, которые позволяютъ намъ ориентироваться относительно гомологій различныхъ частей мозга позвоночныхъ животныхъ. Тогда не было мною обращено вниманіе на передній мозгъ (*lobi hemisphaerici*), который представляетъ у рыбъ, какъ по своему анатомическому строенію, такъ и по развитію нѣкоторыя особенности сравнительно съ мозгомъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ. У млекопитающихъ животныхъ и у птицъ большая часть первоначальнаго передняго мозгового пузыря идетъ на образованіе промежуточнаго мозга; передній же мозгъ образуется черезъ выростаніе первоначальнаго первичнаго мозга впередъ. Изъ вновь выросшей части образуется сначала одиночный пузырь который въ послѣдствіе вырастаетъ и даетъ два боковые мозговые пузыря, превращающіеся въ гемисферы. *Михалковичъ* <sup>(1)</sup> различаетъ на этомъ основаніи первичный и вторичный передніе мозги и находитъ, что развитіе вторичнаго передняго мозга такъ разнится отъ развитія

---

<sup>(1)</sup> *Mihalkovics* Entwickl. des Gehirnes etc. стр. 30.



остальныхъ мозговыхъ пузырей, что эту часть мозга нельзя считать гомологичною первичнымъ пузырямъ. Если это мнѣніе вѣрно, то тогда и передній мозгъ рыбъ (*lobi hemisphaerici*), который не образуется вслѣдствіе вторичнаго выростанія передняго мозговаго пузыря, а происходитъ вслѣдствіе превращенія послѣдняго въ *lobi hemisphaerici*, слѣдуетъ также считать негомологичнымъ переднему мозгу птицъ и млекопитающихъ. Такое заключеніе однако не справедливо. Отступленіе въ развитіи передняго мозга, представляемое птицами есть результатъ нѣкоторыхъ особенностей въ строеніи первичныхъ пузырей ихъ, особенностей, которыя не могутъ нарушить гомологію частей мозга, имѣющихъ такое сходство относительно топографическаго положенія, какъ передніе мозги различныхъ позвоночныхъ животныхъ. У птицъ чрезвычайно сильно развиваются глазные пузыри; на образованіе ихъ идетъ большая часть стѣнокъ первичнаго передняго мозговаго пузыря, такъ что за образованіемъ глазныхъ пузырей остается свободною только незначительная лобная часть первичнаго пузыря. Передній мозгъ, доведенный до минимальныхъ размѣровъ вырастаетъ впередъ и даетъ начало такъ называемому вторичному переднему мозгу. Образованіе послѣдняго сводится исключительно только на выростаніе первичнаго пузыря и о бакихъ либо „новообразованіяхъ“, какъ принимаетъ *Михалковичъ* (стр. 34 loc. cit.), не можетъ быть и рѣчи, какъ это показалъ уже *Келликеръ*. Доказательствомъ тому что образованіе вторичнаго пузыря происходитъ не какъ новообразованіе, а какъ выростаніе первичнаго пузыря, служитъ то, что границы этого пузыря становятся рѣзкими только послѣ полнѣйшаго его выпячиванія (*Ausstülpung Mihalkovics loc. cit. стр. 30*), но и тогда еще на днѣ его не существуетъ рѣзкой границы отъ промежуточнаго мозга и за

такую границу слѣдуетъ принять пластинку зрительныхъ нервовъ.

Если развитіе вторичнаго передняго мозга не есть новообразование, то разница въ развитіи *lobi hemisphaerici* рыбъ и передняго мозга у птицъ и млекопитающихъ заключается только въ томъ, что въ первомъ случаѣ происходитъ усиленный ростъ передняго мозга впередъ, во второмъ его вѣтъ. Изъ этой разницы не вытекаетъ однако заключеніе о негомологичности этихъ частей мозга высшихъ и низшихъ позвоночныхъ животныхъ.

Другая важная особенность въ развитіи передняго мозга птицъ и млекопитающихъ сравнительно съ развитіемъ его у рыбъ состоитъ въ томъ, что у первыхъ весьма рано на переднемъ мозгу, начинается выростаніе боковыхъ стѣнокъ вверхъ и назадъ, что ведетъ къ образованію гемисферъ. Передній мозгъ изъ одинарнаго органа переходитъ въ двойной. Сначала стѣнки гемисферныхъ пузырей тонки, впоследствии же наружныя стѣнки ихъ утолщаются и изъ этихъ утолщеній развиваются *corpora striata*. У стерлядей, какъ и у прочихъ рыбъ, боковыя стѣнки не вырастаютъ въ пузыри и гемисферныхъ пузырей въ той формѣ, въ которой они образуются у птицъ, не существуетъ, хотя процессъ развитія передняго мозга, образованіе *lobi hemisphaerici* характеризуется тѣми же явленіями какъ и у высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Мы видѣли, что у стерлядей передній мозговой пузырь представляетъ сначала одинарный непарный органъ, что вполне сходно съ первыми стадіями развитія его у птицъ. Во время образованія передняго мозга, боковыя (наружныя) стѣнки его утолщены сравнительно съ верхнею стѣнкою или крышкою. Это утолщеніе растетъ по мѣрѣ развитія мозга и въ концѣ концовъ ведетъ къ тому что непарный мозговой пузырь становится

парнымъ. Вслѣдствіе того, что у рыбъ боковыя наружныя стѣнки непарнаго зачатка утолщаются, не расширяясь при этомъ предварительно въ гемисферные пузыри, полости, заключающіяся въ *lobi hemisphaerici* (боковыя желудочки), у рыбъ развиваются гораздо меньше, чѣмъ у птицъ и млекопитающихъ, у которыхъ происходитъ образованіе обширныхъ, тонкостѣнныхъ гемисферныхъ пузырей.

Сравнивая развитіе передняго мозга у птицъ и у рыбъ, мы видимъ, что существенными моментами въ томъ и другомъ случаѣ служатъ: 1) переходъ одинарнаго зачатка мозга въ парный органъ и 2) утолщеніе стѣнокъ передняго мозга, ведущее у птицъ къ образованію *corpora striata*; разница между этими процессами у птицъ сравнительно съ рыбами заключается въ томъ, что у птицъ стѣнки передняго мозгового пузыря, передъ образованіемъ въ нихъ утолщенія, сильно вырастаютъ. Это вырастаніе обуславливаетъ собою переходъ непарнаго зачатка въ парныя гемисферы. У стерлядей, какъ и у прочихъ рыбъ этого вырастанія не бываетъ. Нельзя конечно не признать, что такая разница въ развитіи гемисферъ довольно существенна съ точки зрѣнія морфологій мозга. Но если мы обратимъ вниманіе на сильное развитіе гемисферъ у птицъ и млекопитающихъ сравнительно съ развитіемъ ихъ у рыбъ въ взросломъ состояніи, то чрезвычайно быстрое вырастаніе гемисферъ у птицъ быть можетъ и объяснится гораздо большимъ развитіемъ ихъ въ взросломъ состояніи, сравнительно съ *lobi hemisphaerici* рыбъ.

Во всякомъ случаѣ, съ одной стороны анатомическія факты указывающія на сходство *lobi hemisphaerici* рыбъ съ гемисферами высшихъ амніотовъ, съ другой стороны сходство въ главныхъ моментахъ развитія обоихъ этихъ органовъ если не окончательно рѣшаютъ вопросъ о гомологій

lobi hemisphaerici съ hemisphaer'ами, то представляютъ весьма важныя данныя для рѣшенія этого вопроса въ утвердительномъ смыслѣ.

### 3. Развитіе спинныхъ корешковъ и корешковъ черепныхъ нервовъ.

Вопросъ о развитіи периферической нервной системы у позвоночныхъ животныхъ въ послѣдніе нѣсколько лѣтъ былъ подвергнутъ особенно тщательнымъ изслѣдованіямъ, результаты котораго прямо противорѣчатъ установившимся еще со времени *Бэра* и *Ремака* взглядамъ на развитіе этого органа. *Ремакъ* первый показалъ, что периферическія нервы развиваются не только независимо отъ нервной трубки, но образуются не изъ верхняго зародышеваго листа, какъ послѣдняя, а изъ средняго листа; впоследствии зачатки спинномозговыхъ и черепныхъ нервовъ соединяются съ центрами. Ремаковская теорія считалась до послѣдняго времени вѣрною и имѣла въ числѣ своихъ приверженцевъ большинство извѣстныхъ эмбриологовъ. Только въ 1875 году *Бальфуръ* <sup>(1)</sup> въ своихъ прекрасныхъ изслѣдованіяхъ о развитіи спинныхъ нервовъ у элазмобранхій выступилъ противъ общепринятаго Ремаковаго взгляда и показалъ, что какъ передніе такъ и задніе корешки спинномозговыхъ нервовъ развиваются какъ непосредственныя отростки спинномозговой трубки. *Бальфуръ* открылъ собою рядъ изслѣдованій, показавшихъ, что способъ образованія нервныхъ корешковъ, описанный *Бальфуромъ* для элазмобранхій, вѣренъ также и для многихъ другихъ позвоночныхъ. За *Бальфуромъ* публиковалъ свои

<sup>(1)</sup> *Balfour*. On the development of the spinal nerves in Elasmobranch fishes (Phil. Trans. Vol. CLXVI; Studies from the physiolog. laboratory in the University of Cambridge Part. III).

ислѣдованія *Маршалль* <sup>(1)</sup> налъ развитіемъ спинномозговыхъ нервовъ птицъ, подтвержденные вѣдствіи *Келликера* <sup>(2)</sup> и подтверждающія результаты изслѣдованій *Бальфура*; еще до *Бальфура*, *Гензонъ* <sup>(3)</sup> описалъ такой же способъ развитія и для спинномозговыхъ нервовъ кролика. Такимъ образомъ въ настоящее время почти для всѣхъ классовъ позвоночныхъ животныхъ можно считать болѣе или менѣе доказаннымъ такъ называемое центробѣжное происхожденіе нервовъ. (Для амфибій такое происхожденіе нервовъ было показано *Маршаллемъ*).

Образованіе спинномозговыхъ нервовъ у эластобранкій происходитъ по *Бальфуру* слѣдующимъ образомъ <sup>(4)</sup>. Развитіе начинается тѣмъ, что вдоль верхней части спинного мозга образуется съ каждой стороны по непрерывному, продольному выросту спинного мозга. Отъ этихъ выростовъ образуются отростки соотвѣтственно числу мускульныхъ пластинокъ, растущіе внизъ и составляющіе зачатки спинныхъ корешковъ. Послѣ образованія спинныхъ корешковъ, первоначальные продольные выросты теряютъ свою связь съ спиннымъ мозгомъ на большей части своего протяженія, а спинные корешки начинаютъ соединяться съ спиннымъ мозгомъ непосредственно и въ свою очередь остаются соединенными другъ съ другомъ остатками продольныхъ выростовъ. Передніе корешки образуются также какъ и задніе въ видѣ выроста отъ спинного мозга, но появляются съ самаго на-

---

<sup>(1)</sup> *Milnes Marshall* On the early stages of development of the nerves in birds (*Journ. of. Anat. and. Phys.* Vol. XI в Stud. from the physiol. laborat. in the Univ. of Cambridge Part. III 1876).

<sup>(2)</sup> *Kölliker*. *Entwicklungsgeschichte* 2-te Auflage стр. 600—614.

<sup>(3)</sup> *Hensen* *Entwicklungsgeschichte des Kaninchens und Meeresshw.* *Zeitschr. für Anatomie u. Entwicklungsg.* Bd. I).

<sup>(4)</sup> *Balfour* loc cit. (*Studies from the phys. labor.* стр. 74.

чала въ видѣ отдѣльныхъ корешковъ. Сначала передніе и задніе корешки отдѣлены другъ отъ друга, но въ послѣдствіи когда зачатокъ заднихъ корешковъ дифференцируется на корешокъ, ганглій и нервъ, они соединяются другъ съ другомъ.

Результаты изслѣдованій надъ птицами (Мильнесъ Маршалль) въ общихъ чертахъ совершенно тождественны съ результатами Бальфура, поэтому я не считаю нужнымъ приводить ихъ.

Важность упомянутыхъ мною сейчасъ работъ о развитіи периферической нервной системы побудила меня болѣе подробно изслѣдовать образованіе корешковъ спинномозговыхъ и черепныхъ нервовъ у стерляди. Я старался по возможности тщательно изслѣдовать цѣлый непрерывный рядъ поперечныхъ разрѣзовъ одной и той же рыбки, употребляя для окрашиванія и оплотненія разрѣзовъ  $\frac{1}{4}\%$  растворъ осміевои кислоты; для большой ясности я клалъ оплотненье въ осміевои кислотѣ разрѣзы въ пикрокарминъ или гематоксилинъ. На препаратахъ, окрашенныхъ осміевои кислотой и гематоксилиномъ структура какъ соединительнотканыхъ, такъ и нервныхъ элементовъ чрезвычайно ясна, и очень удобно можетъ быть прослѣжено образованіе корешковъ.

Къ сожалѣнію, не смотря на всю заманчивость Бальфуровской теоріи, я долженъ былъ придти относительно стерляди къ совершенно противоположнымъ результатамъ. У стерлядей развитіе корешковъ спинномозговыхъ нервовъ, какъ по времени, такъ и по мѣсту и по способу образованія отличается отъ развитія ихъ у эласмобранхій и птицъ.

У стерлядей образованіе периферической нервной системы происходитъ, сравнительно съ эласмобранхіями и высшими позвоночными животными, весьма поздно. У вылупившейся стерляди нѣтъ еще и слѣдовъ спинномозговыхъ нер-

вовъ, и только на другой или на третій день пост-эмбриональнаго развитія являются первые зачатки ихъ. Соответственно такому позднему развитію, и топографическое положеніе спинномозговыхъ корешковъ, относительно окружающихъ ихъ тканей, иное, чѣмъ у упомянутыхъ выше животныхъ. У салахій и у птицъ, во время образованія выростовъ спинномозговой трубки, служащихъ зачатками спинномозговыхъ нервовъ, пластинки первичныхъ позвонковъ не доходятъ до вершины спинномозговой трубки, такъ что послѣдняя непосредственно соприкасается на спинной сторонѣ съ верхнимъ зародышевымъ листомъ (см. Бальфуръ loc. cit. фиг. В. I, II, III, фиг. Е и М; Milnes-Marshall loc. cit. фиг. 1, 2 и 3; Kölliker loc. cit. фиг. 378, 379). Въ большинствѣ случаевъ во время образованія спинныхъ корешковъ, скелетороднаго слоя и интерстиціальной ткани также не существуетъ на спинной сторонѣ; они появляются только въ сравнительно поздней стадіи развитія нерва. У стерлядей напротивъ уже во время эмбриональнаго развитія, слѣдовательно до появленія зачатковъ периферической нервной системы, спинномозговая трубка со всѣхъ сторонъ окружена среднимъ зародышевымъ листомъ; надъ спиннымъ мозгомъ вырастаетъ непарный эмбриональный плавникъ, въ который входитъ уже интерстиціальная соединительная ткань, какъ продолженіе скелетороднаго слоя, отдѣляющаго мускульныя пластинки отъ спиннаго мозга съ боковъ (фиг. 63 ч. I).

Разсмотримъ сначала развитіе спинномозговыхъ нервовъ, а потомъ перейдемъ къ черепнымъ. Первая стадія развитія *спинномозговыхъ корешковъ* можно видѣть на поперечныхъ разрѣзахъ двухдневныхъ стерлядокъ. Одинъ изъ такихъ поперечныхъ разрѣзовъ представленъ на фиг. 102 вмѣстѣ съ спиннымъ мозгомъ и прилегающими къ ней частями: хордою и скелетороднымъ слоемъ. Послѣдній состоитъ

изъ клѣтокъ, снабженныхъ отростками, и прозрачнаго межкѣтнаго вещества. Кѣтки соединяются другъ съ другомъ отростками и образуютъ ткань, окружающую со всѣхъ сторонъ зачатки спинномозговыхъ нервовъ (Gsp. фиг. 102). Разрѣзъ прошелъ не черезъ оба зачатка нервовъ, такъ что на одной (лѣвой) сторонѣ рисунка видна только нижняя часть зачатка, на правой же видѣнъ разрѣзъ черезъ весь зачатокъ. Этотъ зачатокъ, представляющій, какъ легко можно заключить изъ рисунка, задній корешокъ нерва, состоитъ изъ группы клѣтокъ и имѣетъ веретенообразную форму. Въ верхней части онъ оканчивается заостреннымъ концомъ и прилегаетъ непосредственно къ боковой части спиннаго мозга, въ нижней части онъ также заостряется и переходитъ непосредственно въ скелетородный слой. Весь зачатокъ состоитъ изъ немногихъ клѣтокъ (въ разрѣзѣ ихъ можно насчитать не болѣе 10), имѣющихъ въ большинствѣ случаевъ веретенообразную форму и направленныхъ однимъ отросткомъ къ центральной нервной системѣ, другимъ къ скелетородному слою. Что касается строенія этихъ клѣтокъ, то протоплазма ихъ и ядро не представляетъ отличія отъ скелетороднаго слоя. Протоплазма красится хорошо гематоксилиномъ на оплотненныхъ въ осмиевой кислотѣ препаратахъ, ядро окрашивается обыкновенно менѣе протоплазмы. Довольно существенное отличіе представляютъ однако кѣтки зачатка отъ скелетородныхъ относительно ядрышка. Во всѣхъ клѣткахъ зачатка находится по кругленькому блестящему ядрышку, чего въ клѣткахъ скелетороднаго слоя не замѣчается. По этому признаку можно всегда отличить кѣтки зачатка отъ окружающихъ ихъ скелетородныхъ клѣтокъ.

Изъ всѣхъ частей зачатка для насъ особенно важны верхній и нижній концы его, такъ какъ они указываютъ на отношенія его къ окружающимъ органамъ т. е. къ централь-



вой верввой системѣ и къ скелетородному слою. Верхній конецъ зачатка, подходя къ спинному мозгу, только соприкасается съ нимъ, но не находится въ непрерывномъ соединеніи съ его элементами. Такое непрерывное соединеніе à priori уже можетъ считаться довольно затруднительнымъ, въ томъ основаніи, что въ періодъ образованія зачатковъ спинномозговыхъ нервовъ, периферическая часть спинного мозга состоитъ изъ довольно толстаго слоя мелковолокнуистой нейроглии, не вмѣщающей еще въ этой стадіи клѣтокъ, какъ это видно на фиг. 102. Клѣтки же спинного мозга—зачатокъ сѣраго вещества—скопляются въ центрѣ. Слѣдовательно, если соединеніе и существуетъ, то оно можетъ происходить только посредствомъ волоконъ периферическаго слоя. Нижній конецъ зачатка нерва переходитъ въ скелетородный слой и непосредственно соединяется съ его клѣтками. На тонкихъ разрѣзахъ можно очень хорошо видѣть это соединеніе, которое происходитъ посредствомъ отростковъ клѣтокъ той и другой ткани.

Изъ этой картины, а главнымъ образомъ изъ сходства въ строеніи верхнихъ клѣтокъ и клѣтокъ скелетороднаго слоя (которые отличаются другъ отъ друга только свойствами зрѣлостей) и изъ непосредственнаго соединенія этихъ клѣтокъ между собою, вытекаетъ заключеніе, что задніе корешки спинномозговыхъ нервовъ образуются изъ скелетороднаго слоя. Такъ какъ это заключеніе идетъ въ разрѣзъ съ Бальфуровскою теоріею развитія периферической нервной системы и съ ученіемъ новѣйшихъ эмбриологовъ, то я считаю нужнымъ указать на нѣкоторые обстоятельства, говоряція, помимо приведеннаго мною описанія, въ пользу мезодермальнаго происхожденія корешковъ спинномозговыхъ нервовъ. Выше уже было мною указано на различіе въ распредѣленіи скелетороднаго слоя у власмобранхій и стерля-

дей во время образованія нервовъ, а также и на строеніе спиннаго мозга въ это время у стерлядей. У эласмобранхій и птицъ, во время образованія отростковъ, служащихъ зачатками заднихъ корешковъ нервовъ, не существуетъ еще и слѣда бѣлаго вещества, или периферическаго слоя спиннаго мозга. Покрайней мѣрѣ на всѣхъ рисункахъ *Бальфура*, *Маршалля* и *Келликера* спинной мозгъ состоитъ изъ тѣсно сближенныхъ клѣтокъ. У стерлядей такое состояніе спиннаго мозга существуетъ во время эмбриональнаго развитія и, если бы нервы стерлядей развивались по тому же типу какой описанъ для эласмобранхій и птицъ, то развитіе ихъ должно было бы происходить во время эмбриональнаго періода. Не смотря однако на многочисленныя изслѣдованія поперечныхъ разрѣзовъ изъ эмбриональныхъ стадій развитія мы ни разу не удалось наблюдать ничего, что было бы похоже на первые зачатки корешковъ нервовъ. Во время же пост-эмбриональнаго развитія зачатки нервныхъ корешковъ находятся такъ далеко отъ нервныхъ клѣтокъ спиннаго мозга и такъ рѣзко отдѣлены отъ послѣднихъ неуроглиическимъ слоемъ (зачаткомъ бѣлаго вещества мозга), что предположеніи о развитіи ихъ изъ клѣтокъ спиннаго мозга встрѣчаетъ довольно важныя затрудненія въ структурѣ спиннаго мозга. Далѣе, если бы мы предположили что описанная мною стадія развитія не представляетъ ранней стадіи развитія корешка, то развица въ способѣ прикрѣпленія зачатка спинномозгового нерва къ спинному мозгу въ этой стадіи развитія и въ послѣдующія остается неразъясненною. На фиг. 102 зачатокъ нерва прилегаетъ къ спинному мозгу, и клѣтки, образующія его не соединяются съ клѣтками спиннаго мозга. Напротивъ на слѣдующихъ стадіяхъ развитія можно наблюдать довольно легко какъ въ массу бѣлаго вещества мозга входятъ со стороны нерва волокна, которыя можно про-

слѣдять до клѣтокъ задняго рога. Всѣ эти факты служатъ по моему мнѣнію подтвержденіемъ высказаннаго мною заключенія о развитіи спинномозговыхъ нервовъ изъ скелетороднаго слоя.

Дальнѣйшее развитіе задняго корешка нерва состоитъ въ постепенномъ обособленіи его отъ окружающей ткани. Зачатокъ его получаетъ болѣе опредѣленную, грушевидную форму, нѣсколько утолщается въ среднѣ и въ верхнемъ своемъ концѣ, которымъ онъ плотнѣе прилегаетъ къ боковой части спиннаго мозга (фиг. 103 Gsp). Гистологическое строеніе его въ этой и въ слѣдующей (фиг. 104 Gsp) стадіи развитія измѣняется весьма мало. Клѣтки представляютъ ту же веретенообразную форму и попрежнему отличаются указанными выше особенностями ядрышка. Въ то время когда образуются первые зачатки дугъ позвонковъ (на 3-й лѣтѣ развитія), становятся замѣтными указанныя выше волокна, соединяющія задній корешокъ нерва съ сѣрнымъ веществомъ мозга. Онѣ перерѣзываютъ нѣсколько нискоось бѣлое вещество (фиг. 104 Nf) и направляются къ верхней части сѣраго вещества. Дальнѣйшій ходъ ихъ въ сѣромъ веществѣ трудно опредѣлить, но начало, благодаря незначительному количеству клѣтокъ задняго корешка, на нѣкоторыхъ разрѣзахъ видно довольно хорошо безъ дальнѣйшей препарировки.

Развитіе переднихъ корешковъ нервовъ мнѣ не удалось прослѣдить. На тѣхъ стадіяхъ развитія, которыя я наблюдалъ, я ихъ не могъ найти и могу только сказать съ болѣею или меньшею достовѣрностью, что они развиваются позже заднихъ корешковъ, какъ это описано и у другихъ позвоночныхъ животныхъ.

Корешки спинномозговых нервовъ образуются у стерляди независимо другъ отъ друга и не связаны между собою продольнымъ выростомъ, какъ это описано Бальфуромъ для эласмобранхій. Мѣсто образованія ихъ вдоль спиннаго мозга всѣмъ опредѣленно по отношенію къ мускульнымъ пластинкамъ. На продольныхъ горизонтальныхъ разрѣзахъ (фиг. 111) можно замѣтить что каждая пара спинномозговыхъ корешковъ располагается между мускульными пластинками т. е. соотвѣтствуетъ по своему положенію интермускулярнымъ перегородкамъ. Такимъ образомъ, соотвѣственно каждой мускульной пластинкѣ, представляющей собою первоначальную метамеру тѣла стерляди, въ осевой части тѣла рыбки стравиваются спинномозговыми корешками осевые метамеры, которыя впоследствии явятся въ формѣ отдѣльныхъ позвонковъ. Въ періодъ образованія спинномозговыхъ корешковъ еще не существуетъ скелета, слѣдовательно скелетородный слой, или осевая часть тѣла, не расчлененъ на отдѣльныя позвонки, служащіе главнымъ образомъ представителями метамеръ туловищной части тѣла, тѣмъ не менѣе первые слѣды этого расчлененія, съ появленіемъ нервовъ появляются, и границами будущихъ центральныхъ или вторичныхъ метамеръ служатъ корешки спинномозговыхъ нервовъ. Въ главѣ о развитіи скелета это морфологическое значеніе спинномозговыхъ нервовъ будетъ обсуждено подробнѣе по отношенію къ метамеріи черепа.

*Развитіе черепныхъ нервовъ* представляетъ большое сходство съ развитіемъ ихъ у эласмобранхій, какъ относительно порядка появленія такъ и по способу образованія. Но Бальфуру у селакій первые двѣ пары черепныхъ нервовъ (5-я и 7-я (+8-я)) появляются еще тогда когда зародышъ имѣетъ всего двѣ пары жаберныхъ дугъ; у стерляди онѣ становятся видимыми почти одновременно (и несколько раньше) съ

спинномозговыми нервами, т. е. во время пост-эмбрионального періода развитія, когда уже существуетъ 4 пары жаберныхъ дугъ.

Корешки первыхъ двухъ паръ черепныхъ нервовъ: 5-й (n. trigeminus) и 7-й + 8-й (n. acustico-facialis) становятся замѣтными въ первые дни пост-эмбрионального развитія. Что касается n. vagus, то я съ достовѣрностью не могу сказать: появляется ли онъ одновременно съ тройничнымъ и личнымъ (и слуховымъ) нервомъ, или нѣтъ. На горизонтальныхъ и вертикальныхъ разрѣзахъ изъ первыхъ стадій развитія, на которыхъ являются два указанные передніе нерва, я не могъ найти корешковъ n. vagi.

Оба нерва, также какъ и впоследствии корешки n. vagi, появляются на спинной сторонѣ, и я вполне могу подтвердить на стерляди заключеніе *Бальфура*, что всѣ черепные нервы развиваются только изъ спинныхъ корешковъ, брюшные же не появляются вовсе.

На горизонтальныхъ и вертикальныхъ продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 121 и фиг. 132) зачатки черепныхъ нервовъ шьются въ видѣ комковъ клѣтокъ, лежащихъ въ головныхъ пластинкахъ. При окраскѣ гематоксилиномъ и осміевою кислотой зачатки нервовъ окрашиваются сильнѣе, чѣмъ окружающая ихъ ткань головныхъ пластинокъ. Гистологическое строеніе зачатковъ черепныхъ нервовъ вполне тождественно съ строеніемъ спинномозговыхъ, поэтому я не буду останавливаться на этомъ предметѣ, а перейду къ описанію каждой изъ указанныхъ выше паръ зачатковъ.

*Тройничный нервъ* (фиг. 121 и 122 V) является съ боковъ передней части продолговатаго мозга въ видѣ треугольной группы клѣтокъ, направленной заостреннымъ концемъ къ продолговатому мозгу, основаніемъ же къ брюшной сторонѣ тѣла зародыша. Онъ лежитъ въ слѣдующихъ ста-

діяхъ развитія противъ передняго конца *musculus protractor hyomandibularis* (фиг. 124 V) и, какъ показываетъ рядъ горизонтальныхъ разрѣзовъ, направляется на своемъ ходу впередъ (срав. фиг. 124 и 125 V). По всей вѣроятности ростъ его зачатка впередъ обусловливаетъ образованіе верхней челюстной вѣтви его. На разрѣзахъ рыбокъ изъ третьей недѣли пост-эмбриональнаго развитія эта вѣтвь (*ramus maxillaris n. trigemini*) видна очень хорошо (фиг. 136 Rms). Она состоитъ изъ тонкихъ волоконецъ и можетъ быть прослѣжена на разрѣзахъ вплоть до корешка *n. trigemini*, который и въ этой стадіи развитія является въ видѣ гангліознаго утолщенія (*Ganglion Gasseri*). Остальная вѣтвь *n. trigemini* на разрѣзахъ не видна, поэтому о происхожденіи и ходѣ ихъ я не могу сообщить ничего.

*N. acusticus* и *n. facialis* (фиг. 121, 124, 125, 132, 133, 134 VII и VIII) являются и у стерлядей, какъ и у эластобранхій (по *Бальфуру*) въ видѣ одного общаго зачатка. Этотъ общій зачатокъ появляется недалеко и сзади *n. trigemini* и по своему положенію соотвѣтствуетъ второй висцеральной дугѣ. Уже при появленіи зачатка обоихъ нервовъ, въ немъ можно различать корешокъ какъ *n. facialis*, такъ и *n. acusticus*. Въ этомъ отношеніи развитіе этихъ нервовъ вполне похоже на развитіе ихъ у эластобранхій. Корешки обоихъ нервовъ связаны между собою верхушками и расходятся въ брюшной сторонѣ въ двѣ противоположныя стороны (фиг. 132 VII и VIII). *N. facialis* направляется къ наружной сторонѣ головы и впередъ, такъ что на извѣстномъ уровнѣ онъ сходится съ *n. trigeminus* (фиг. 126 V, VII). *N. acusticus* направляется назадъ къ органу слуха. Онъ подходитъ къ послѣднему съ нижней (брюшной) стороны и распадается на волоконца, о которыхъ будетъ сказано при развитіи органа слуха.

Первые зачатки *n. vagi* я замѣтилъ только у рыбокъ изъ второй недѣли пост-эмбриональнаго развитія. Относительно способа происхожденія *n. vagus* я могу подтвердить для стерляди результаты изслѣдованій Бальфура надъ эласмобранхіями. У стерлядей, какъ и послѣднихъ, *n. vagus* образуется въ видѣ нѣсколькихъ паръ совершенно отдѣльныхъ зачатковъ, соединяющихся только впослѣдствіи въ одинъ общій корешокъ. На горизонтальныхъ и вертикальныхъ продольныхъ разрѣзахъ изъ различныхъ стадій развитія я могъ насчитать три парныхъ группы клѣтокъ, по положенію своему вполне соответствующихъ тремъ первымъ парамъ жаберныхъ дугъ, т. е. третьей, четвертой и пятой парѣ глоточныхъ дугъ. Бѣльшаго количества зачатковъ я не видѣлъ; по всей вѣроятности задніе образуются впослѣдствіи. Во время второй недѣли развитія корешки *vagus* малы, но они вырастаютъ къ третьей недѣли (срав. фиг. 133 и 135 X). Форма зачатковъ *n. vagi* въ общихъ чертахъ похожа на форму другихъ нервовъ, и можетъ быть названа веретенообразною съ двумя заостренными концами, изъ которыхъ одинъ направляется къ центральной нервной системѣ, другой идетъ въ жабру. Передній зачатокъ *n. vagi* превращается вѣроятно въ *n. glossopharyngeus*.

Кромѣ этихъ трехъ паръ зачатковъ *n. vagi*, на нѣкоторыхъ продольныхъ разрѣзахъ я замѣчалъ еще зачатокъ нерва сходный и по формѣ и по строенію съ остальными нервами, но значеніе котораго осталось для меня не совсѣмъ яснымъ. Это именно гангліозное утолщеніе идущее сверху корешковъ *n. vagi* и имѣющее не поперечное, а продольное направленіе (фиг. 133 и 134). На рисункахъ этотъ нервный зачатокъ обозначенъ какъ вѣтвь *n. vagi*. Судя по положенію и направленію этого корешка назадъ, я склоненъ думать что онъ составляетъ зачатокъ части *ramus lateralis n. vagi*, хотя

мнѣ не удалось прослѣдить переходъ его въ боковую ливію. Поэтому я пока воздерживаюсь отъ какихъ либо предположеній на счетъ значенія этого очевидно первнаго зачатка и, только вслѣдствіе его положенія, обозначаю его какъ вѣтъ *p. vagi*.

## Г Л А В А IX.

### РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ ЧУВСТВЪ.

#### 1. РАЗВИТІЕ ГЛАЗА.

Общія измѣненія первичныхъ глазныхъ пузырей: образованіе линзы и переходъ первичныхъ пузырей во вторичные, были описаны въ первой части (стр. 173—175), такъ какъ онѣ происходятъ во время эмбриональнаго развитія зародыша. Поэтому мы остановимся здѣсь только на definitiva развитіи отдѣльныхъ частей глаза.

Глаза у стерлядей развиваются медленно. У только что вылупившейся личинки глаза до такой степени мало развиты, что они даже у живыхъ индивидуумъ не видны снаружи, не смотря однако на то что въ задней стѣнкѣ вторичнаго глазнаго пузыря отлагается уже незначительное количество пигмента. Черезъ вѣсколько дней послѣ вылупленія, глаза становятся видимыми въ видѣ пигментныхъ пятенъ, благодаря увеличенію пигментнаго содержанія въ *stratum pigmentosum retinae* (задней стѣнкѣ пузыря), а къ концу 2-й недѣли можно уже снаружи различить линзу и щель вторичнаго пузыря. Во время третьей недѣли, когда образуется *chorioidea*, очертаніе различныхъ частей глазъ становится совершенно явственнымъ.



Слѣдуя порядку появленія различныхъ частей глаза, мы начнемъ описаніе съ дериватовъ первичнаго глазнаго пузыря т. е. съ ретины и *stratum pigmentosum*, и затѣмъ перейдемъ къ развитію линзы, которая принадлежитъ также къ числу первыхъ по времени частей глаза.

### Развитіе ретины.

Прежде чѣмъ приступить къ изложенію собственныхъ наблюденій относительно развитія ретины, я считаю необходимымъ описать гистологическое строеніе дефинитивной ретины, которое во многихъ отношеніяхъ является довольно своеобразнымъ, и насколько мнѣ извѣстно, до сихъ поръ не изслѣдовано. Знакомство съ строеніемъ ретины и съ расположеніемъ ея слоевъ можетъ быть намъ очень полезнымъ при изслѣдованіи дифференцированія слоевъ эмбриональной ретины состояніи.

Наружную часть ретины составляетъ палочковый слой (фиг. 166 S'), въ которомъ я нашелъ одинъ только родъ окончаній, имѣющихъ въ конечныхъ членикахъ своихъ нѣтъ палочекъ. Палочковый слой ограничивается снизу довольно рѣзко выступающей тонкой оболочкой, которую я считаю за *membrana limitans externa*, несмотря на то что она представляетъ у стерляди отношенія къ зрительнымъ клѣткамъ, нѣсколько отличныя, чѣмъ у другихъ животныхъ. Это различіе заключается въ томъ, что у стерлядей зерна зрительныхъ клѣтокъ (*Kernstücke der Sehzellen* W. Müller) помѣщаются сзади *membr. limitans*, а не спереди отъ нея, какъ у другихъ животныхъ. Каждая отдѣльная клѣтка палочковаго слоя, помѣщающаяся за *membrana limitans externa* состоитъ изъ трехъ частей: 1) наружнаго членика палочки (фиг. 166 а) 2) внутренняго членика, за-

включающаго внутри себя жирную каплю (i, f<sub>k</sub>) и 3) ядернаго отдѣла, заключающаго внутри ядро и соотвѣтствующаго Kernstück W. Müller'a. Послѣдніе два отдѣла палочковаго слоя, въ каждомъ членикѣ этого слоя, непосредственно переходятъ другъ въ друга и могутъ быть отличены только по строенію. Внутренній членикъ состоитъ изъ блестящей однородной массы, похожей на вещество наружнаго членика; ядерный отдѣлъ состоитъ изъ зернистой протоплазмы. При болѣе внимательномъ наблюденіи препарата всегда можно отличить границу между обѣими этими частями.

За палочковымъ слоемъ внутрь, слѣдуетъ тонкій слой, ограниченный съ обѣихъ сторонъ тонкими оболочками: съ наружной membr. limitans externa, съ внутренней—оболочкой которую мы можемъ назвать слоемъ прикрѣпленій зрительныхъ клѣтокъ. Этотъ слой (фиг. 166 S") состоитъ изъ трехъугольных протоплазмическихъ образованій, обращенныхъ расширенною своею частью къ палочковому слою суженною же прикрѣпляющихся къ слою прикрѣпленія зрительныхъ клѣтокъ (Nervenansätze W. Müller). Я называю элементы, составляющіе этотъ слой, протоплазмическими образованіями на томъ основаніи, что въ нихъ я не находилъ ядеръ, слѣдовательно не могу ихъ назвать клѣтками. Въ нихъ, на слѣ прикрѣпленія иногда попадаются ядра, окруженные протоплазмой, но онѣ по окраскѣ должны быть отнесены къ другимъ образованіямъ, вѣроятно къ фулькральнымъ. Протоплазмическія образованія не сидятъ въ видѣ непрерывнаго слоя, но образуютъ группы, суженныя къ внутренней части ретины и расширенныя къ membr. limitans. Расположеніе этихъ группъ совершенно соотвѣтствуетъ группированію слоя волоковецъ въ слѣдующемъ слоѣ.

Слѣдующій слой (фиг. 166 .Rf) состоитъ изъ троякаго рода образованій, отличныхъ другъ отъ друга какъ по формѣ, такъ вѣроятно и по значенію. Внутреннюю часть этого слоя составляютъ громадныя клѣтки съ мелкозернистымъ ядромъ, безъ оболочки и съ прозрачными свѣтлыми ядрами, снабженными круглыми блестящими ядрышками (фиг. 166 tf). Эти клѣтки располагаются въ два ряда параллельно поверхности ретины (на рисункѣ нарисованъ одинъ только рядъ, такъ какъ другой выпалъ). Границъ между этими клѣтками я не могъ замѣтить и поэтому полагаю, что клѣтки сливаются въстѣ. На тонкихъ разрѣзахъ можно замѣтить, что въ важнѣйшемъ промежуткѣ между группами протоплазмическихъ образований прежняго слоя и соответственныхъ имъ волоконцевъ располагается по одной клѣткѣ, т. е. лежитъ одно ядро. Эти клѣтки соответствуютъ по своему положенію тангенціальнымъ клѣткамъ фулькры (W. Müller). Перпендикулярно къ нимъ, поперекъ ретины идутъ тонкія волокна, составляющія вторую составную часть ретины. Эти волокна распределены въ группы, которыя по своему положенію совершенно соответствуютъ упомянутымъ выше протоплазмическимъ образованіямъ. Онѣ прикрѣпляются однимъ концомъ къ слою прикрѣпленія зрительныхъ клѣтокъ (Na), другимъ, какъ кажется, проходятъ черезъ слѣдующій слой, составляющій невроспонгій. Вокругъ передняго конца группы волоконцевъ располагается группа клѣтокъ, снабженныхъ ядрами и имѣющихъ мелкозернистую протоплазму (фиг. 166 Krf). Пикрокарминъ окрашиваетъ эти клѣтки сильнѣе, чѣмъ другіе элементы ретины. Клѣтки имѣютъ грушевидную форму и направлены удлиненной своей частью къ группѣ волоконцевъ, которую онѣ окружаютъ. Основною расширенною частью онѣ лежатъ на невроспонгій.

Слѣдующій слой ретины составляет невроспонгій, имѣющій довольно значительную толщину и состоящій изъ тончайшихъ волоконецъ, сплетенныхъ между собою на подобіе войлока. Волоконца проходятъ въ различныхъ направленіяхъ, различнымъ образомъ изгибаются, переплетаются, но при извѣстномъ увеличеніи (сист. 7 Hartn) всегда могутъ быть отличимы другъ отъ друга. Въ этой войлокообразной массѣ заключены ядра овальныя, прозрачныя и снабженныя ядрышками. Черезъ толщу невроспонгія, въ поперечномъ направленіи, проходятъ изъ предыдущаго слоя радіальныя волокна, которыя легко могутъ быть отличимы отъ войлочной массы, такъ какъ онѣ гораздо толще волоконецъ невроспонгія. Эти волокна выходятъ за границу невроспонгія, и на поперечныхъ разрѣзахъ всегда можно весьма ясно видѣть свободные концы ихъ, которые торчатъ группами за внутренней границею ретины.

Сравнивая оригинальную структуру ретины стерляди съ ретиною другихъ животныхъ, мы находимъ, что наиболее сходныя структурныя отношенія къ ней представляетъ ретина циклостомъ и ближе всего ретина морской миноги (*Lampetra marinus*), какъ она описана въ превосходномъ сочиненіи В. Мюллера <sup>(1)</sup>. Стерляди представляютъ однако нѣкоторыя весьма существенныя особенности. Первая изъ этихъ особенностей состоитъ въ расположеніи ядерныхъ отдѣловъ зрительныхъ вѣтокъ въ *membr. limitans externa*. Такого положенія этихъ отдѣловъ мы не находимъ ни у одного животного, но находимъ однако отношенія весьма близкія къ тому, что представляетъ стерлядь. Такъ у *Salamandra maculata* ядерныя отдѣлы лежатъ какъ разъ на

<sup>(1)</sup> W. Müller. Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere (Beitr. z. Anat. u. Phys. als Festgabe Carl Ludwig. etc.).

уровнѣ *membr. limitans*, такъ что одна половина ядра лежитъ на внутренней, другая на наружной части этой оболочки. У *Petromyzon Planeri* нѣкоторые изъ ядерныхъ отдѣловъ выступаютъ далеко за границу *membr. limitans* (ср. W. Müller loc. cit. Taf. XIV Fig 1—*Salamandra maculata*; Fig 2—*Rana esculenta*; Taf. XIII Fig 4—*Petromyzon Planeri*) Если мы представимъ себѣ что ядерный отдѣлъ некого выдвинулся внаружи сравнительно съ тѣмъ, что мы находимъ у *Salamandra* и у лягушки,—мы получимъ то, что видимъ у стерляди. Слѣдовательно въ этомъ отношеніи стерлядь представляетъ количественныя, но не качественныя отличія, и мы можемъ палочковый слой стерляди считать гомологичнымъ палочковому слою другихъ животныхъ. Слѣдующій за нимъ слой (фиг. 166 S'') состоитъ изъ протоплазмическихъ образований неимѣющихъ ядеръ. Если мы обратимся за сравненіемъ къ ретинѣ другихъ животныхъ, то увидимъ, что отсутствіе ядеръ легко объясняется тѣмъ, что эти протоплазмическія образования суть части зрительныхъ клѣтокъ, ядра которыхъ расположены въ палочковомъ слое. По сравненію съ ретиною саламандры, лягушки, морской миноги и проч., эти протоплазмическія образования суть ничто иное, какъ ножки зрительныхъ клѣтокъ, прикрѣпляющихся, также какъ и послѣднія, къ слою приврѣпленія. Слѣдовательно два внѣшніе слоя ретины (фиг. 166 S' и S'') составляютъ вмѣстѣ слой зрительныхъ клѣтокъ, который у стерлядей разгораживается пограничной оболочкой ниже ядерныхъ отдѣловъ, а не на уровнѣ ихъ (какъ у саламандры, лягушки) и не выше ихъ (какъ у остальныхъ животныхъ).

Опредѣливши значеніе двухъ внѣшнихъ слоевъ ретины, намъ нетрудно будетъ опредѣлить значеніе остальныхъ. Слой большихъ клѣтокъ заложенныхъ между поперечными волок-

вами (фиг. 166 tf) составляет слой тангенциальных клеток фулькры. Поперечные волокна (фиг. 166 gf) суть радиальные волокна. Что касается клеток, лежащих у центральных концев радиальных волоконъ (фиг. 166 Kgf), то по всей вероятности онѣ соответствуютъ клеткамъ ганглиозной ретины (*Ganglion retinae* W. Müller), хотя у стерлядей онѣ занимаютъ нѣсколько иное положеніе, чѣмъ у остальныхъ позвоночныхъ животныхъ, гдѣ онѣ располагаются на срединѣ радиальныхъ волоконъ. Вопросъ о гомологіи *neurospangium* съ соответственными слоями рѣшается легко. Этотъ слой представляетъ ту же структуру и тоже отношеніе къ радиальнымъ волокнамъ, какъ и *neurospangium* у другихъ животныхъ, но въ немъ у стерлядей помѣщаются клетки, у другихъ позвоночныхъ ихъ не существуетъ, за исключеніемъ *Reisshuzon*, у котораго ганглиозныя клетки оптического нерва заключены въ невроспонгію (*Ganglion nervi optici* W. Müller). У стерлядей я не видѣлъ отдѣльнаго слоя соответствующаго *gangl. nervi optici* и мнѣ кажется довольно вѣроятнымъ, что у стерлядей роль ихъ играютъ упомянутыя клетки, вложенныя въ войлочную ткань невроспонгіи онѣ составляютъ, какъ и у *Reisshuzon*, ганглиозныя клетки оптического нерва. Вѣроятво и слой оптическихъ нервовъ у стерлядей также находится въ слое невроспонгіи. На моихъ препаратахъ я его не могъ различить, поэтому оставлю этотъ вопросъ открытымъ.

Познакомившись съ строеніемъ ретины взрослыхъ стерлядей мы можемъ перейти къ развитію.

е во время эмбриональнаго развитія  
двѣ связи вторичнаго глаза  
зачатковъ ретины (фиг. 70); такъ  
располагаются въ два слоя такъ,  
своими концами обращены къ на-

ружной и внутренней поверхности ретины, заостренными— внутрь ретины. Такое же расположение клѣтокъ въ ретинѣ замѣчается и у вылупившейся стерляди (фиг. 141 R). Весь зачатокъ ретины состоитъ изъ совершенно одинаковыхъ клѣтокъ, вѣсколько болѣе удлинённыхъ, чѣмъ у зародышей и располагающихся въ средней части вторичнаго пузыря въ два слоя, по краямъ же его въ одинъ слой. На краяхъ вторичнаго пузыря, при переходѣ внутренней стѣнки пузыря въ наружную, клѣтки, расположенныя въ одинъ слой, становятся все мельче и мельче и наконецъ принимаютъ форму клѣтокъ плоскаго эпителия, который образуетъ заднюю стѣнку вторичнаго пузыря (зачатокъ *Stratum pigmentosum*; Strp фиг. 141).

Первые признаки дифференцированія зачатка ретины выступаютъ въ стадіи, промежуточной между А и В, когда хоріондеа обозначается только нѣсколькими пигментными пятнами (фиг. 142 R). На продольныхъ разрѣзахъ изъ этой стадіи развитія, какъ и изъ стадіи В (фиг. 143), внутри зачатка ретины становится замѣтнымъ довольно тонкій слой губчатого вещества, который раздѣляетъ ретину по всей толщѣ на задній (наружный) и передній (внутренній) слои. Губчатое тонко-волокнистое вещество составляетъ зачатокъ невроспонгіи и лежитъ ближе къ передней поверхности ретины. Невроспонгій отдѣляетъ впереди себя только одинъ слой клѣтокъ, который, какъ мнѣ кажется, составляетъ зачатокъ клѣтокъ, гомологичныхъ клѣткамъ оптического нерва, заключеннымъ у взрослой стерляди въ массу невроспонгіи. Остальные слои зачатка ретины состоятъ по прежнему изъ овальныхъ клѣтокъ, расположенныхъ перпендикулярно къ поверхности ретины. Передняя поверхность ретины одѣта тонкой безструктурной оболочкой, составляющей *membrana limitans interna*. Въ существованіи этой оболочки можно

убѣдиться въ еще болѣе раннихъ стадіяхъ развитія на препаратахъ, на которыхъ она вслѣдствіе мацераціи отстаегъ отъ клѣтокъ. На фиг. 141 эта оболочка (Vf) лежитъ по срединѣ между хрусталикомъ и ретиной и, только по краямъ вторичнаго глазнаго пузыря, прилегаетъ непосредственно къ ретинѣ. Отъ нея отходятъ тонкія безструктурныя нити въ ретинѣ и хрусталику, которыя проходятъ въ промежутки между клѣтками ретины и хрусталика. Такъ какъ подобное строеніе видно только на нѣкоторыхъ препаратахъ, то оно конечно составляетъ искусственный продуктъ, происшедшій вѣроятно вслѣдствіе указанной выше причины. Волоконца, идущія отъ *membrana limitans* къ ретинѣ и хрусталику, такъ правильно расположены относительно клѣтокъ этихъ частей глаза. что по всей вѣроятности онѣ составляютъ дѣйствительныя перегородки между клѣтками, выдвинутыя наружу вмѣстѣ съ *membrana limitans*, вслѣдствіе отслоенія последней отъ ретины. *Membrana limitans* вмѣстѣ съ волокнами представляетъ остовъ, въ которомъ лежатъ клѣтки ретины.

Дифференцированіе слоевъ ретины дѣлаетъ значительный прогрессъ въ стадіи С. На разрѣзахъ этой стадіи развитія (фиг. 144), въ зачаткѣ ретины можно различить уже не три слоя, какъ въ предыдущей, а пять, въ которыхъ, по ихъ положенію, можно уже узнать зачатки различныхъ, описанныхъ выше, дѣфинитивныхъ слоевъ ретины. Край зачатка ретины обособляется довольно рѣзко отъ средней части ея и отличается отъ последней какъ толщиной, такъ и гистологическимъ строеніемъ. Въ краевой части ретины (фиг. 144 *Pcilr*) находятся два слоя овальныхъ клѣтокъ, лежащихъ какъ и прежде перпендикулярно къ поверхности ретины и переходящихъ непосредственно въ *stratum pigmentosum* (фиг. 144 *Stpr*). Эта часть ретины представляетъ теперь несомнѣнный зачатокъ *pars ciliaris retinae*. Слой, изъ



вторыхъ состоитъ средняя часть ретины, имѣютъ слѣдующее строеніе. Съ двумя передними слоями мы познакомились уже въ предыдущей стадіи развитія и обозначили ихъ какъ зачатокъ слоя оптического нерва и невроспонгія. Передній изъ этихъ слоевъ состоитъ на разрѣзѣ не изъ одного слоя клѣтокъ, какъ прежде, а изъ двухъ (фиг. 144, <sup>1</sup>). Я не могъ рѣшить, происходятъ ли эти два слоя черезъ размноженіе клѣтокъ прежняго одинарнаго слоя? Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія на мѣстѣ этого слоя является опять одинъ только слой клѣтокъ. Поэтому я не могъ рѣшить: существуютъ ли въ описываемой стадіи развитія дѣйствительно два слоя клѣтокъ, или же двуслойность происходитъ послѣдствіе неполной правильности разрѣза и захватыванія смежнаго ряда клѣтокъ. Невроспонгіи (фиг. 144, <sup>2</sup>) въ этой стадіи развитія значительно утолщенъ; структура его не представляетъ однако никакихъ существенныхъ измѣненій. Зади отъ него слѣдуетъ слой (фиг. 144, <sup>3</sup>), клѣтокъ, расположенныхъ перпендикулярно къ периферіи, имѣющихъ различную величину и образующихъ отъ трехъ до четырехъ рядовъ. Къ краямъ ретины этотъ слой становится тоньше. Строеніе описываемаго слоя до такой степени отличается отъ дефинитивныхъ слоевъ ретины, что о значеніи его можно судить только по его положенію. Зади его лежатъ слой клѣтокъ, представляющій зачатокъ тангенціальной фулькры, впереди невроспонгіи; соображаясь съ этимъ положеніемъ, слѣдуетъ полагать, что этотъ слой клѣтокъ (фиг. 144, <sup>3</sup>) представляетъ зачатокъ гангліозныхъ клѣтокъ ретины и по всей вѣроятности служитъ также для образованія радіальныхъ волоконъ. Послѣднія появляются очень поздно. У трехведѣльныхъ стерлядей ихъ еще нельзя различать. Четвертый слой ретины (фиг. 144, <sup>4</sup>) состоитъ изъ клѣтокъ, которыя по своему положенію отли-

чаются отъ остальныхъ клѣтокъ ретины тѣмъ, что лежатъ не перпендикулярно къ поверхности ретины, а параллельно къ ней. Уже одно положеніе клѣтокъ этого слоя заставляетъ предполагать въ нихъ зачатокъ слоя тангенціальныхъ клѣтокъ фулькры, которыя, какъ мы видѣли, и у взрослыхъ стерлядей имѣютъ такое же положеніе. Клѣтки этого слоя нѣсколько раздвинуты, такъ что между ними остаются довольно значительные промежутки; онѣ расположены въ два слоя; мѣстами, въ центрѣ ретины, можно однако замѣтить три слоя. Наружный слой ретины состоитъ изъ клѣтокъ расположенныхъ перпендикулярно къ поверхности ретины. На фиг. 144 нарисованъ одинъ только слой этихъ клѣтокъ, какъ онъ кажется при слабомъ увеличеніи; въ дѣйствительности слоевъ больше, въ чемъ можно убѣдиться при сильныхъ увеличеніяхъ. Этотъ слой составляетъ зачатокъ зрительныхъ клѣтокъ. Въ описываемой стадіи развитія на немъ находятся уже палочки, но на препаратахъ, окрашенныхъ только гематоксилиномъ, палочки не видны. Для изслѣдованія ихъ въ равныхъ стадіяхъ развитія требуется обработка осміевою кислотой.

*Образованіе палочковаго слоя* ретины происходитъ сравнительно довольно рано, а именно въ стадіи промежуточной между В и С. Разрѣзъ изъ этой стадіи развитія представленъ на фиг. 145; онъ проходитъ черезъ средину ретинальнаго зачатка и сдѣланъ изъ препарата, уплотненнаго въ осміевою кислоту и окрашеннаго гематоксилиномъ. Бѣглый взглядъ на рисунокъ показываетъ уже, что образованіе палочекъ на всемъ пространствѣ ретины идетъ неодновременно. На незначительной части ретины нарисованный на фиг. 144 мы имѣемъ различныя стадіи развитія палочекъ и можемъ убѣдиться, что образованіе этихъ концевыхъ аппаратовъ начинается въ центрѣ ретины и распространяется

отсюда къ краямъ ея. Въ описываемой теперь стадіи развитія зачатки палочекъ существуютъ на весьма незначительномъ районѣ ретивы. Граница ихъ далека еще отъ *pars ciliaris retinae*. Ранняя стадія развитія палочекъ, расположенныя на краю района палочковаго слоя, представляютъ чрезвычайно маленькіе бугорки, лежащіе сверхъ клѣтокъ эпителиальнаго слоя и отличающіеся отъ послѣднихъ по своему строенію. Каждый бугорокъ состоитъ изъ прозрачнаго вещества, оврашивающагося гематоксилиномъ также какъ и протоплазма, но болѣе блестящаго, чѣмъ послѣдняя, вслѣдствіе болѣе сильнаго преломленія свѣта. На рисункѣ представлено восемь бугурковъ изъ этой стадіи; они лежатъ въ краевой части палочковаго района. Каждый бугорокъ отдѣляется отъ лежащей подъ нимъ клѣтки эпителиальнаго слоя довольно явственно линіей, которая составляетъ такимъ образомъ границу эпителиальнаго слоя. Описанная стадія развитія палочекъ представляетъ самую раннюю стадію развитія ихъ, которую мнѣ пришлось наблюдать. Районъ палочковаго слоя въ этой стадіи ограничивается довольно рѣзко, и за границею его, по направленію къ краю ретивы клѣтки эпителиальнаго слоя представляютъ ровную, не бугорчатую поверхность.

Для уясненія себѣ способа образованія палочекъ на описанной стадіи развитія весьма важно расположеніе каждаго зачатка палочки соотвѣтственно клѣткѣ эпителиальнаго слоя. Соотношеніе клѣтокъ съ палочками указываетъ на то, что послѣднія образуются какъ отростки отъ первыхъ, т. е. такимъ же образомъ какъ это было описано *Бабухинымъ* <sup>(1)</sup>,

---

(1) Würzburg nat. Verhandlungen. Bd. IV 1863.

*Шенкомъ* (<sup>1</sup>) для различныхъ животныхъ. Нѣсколько въ противорѣчїи съ этимъ заключеніемъ находится раннее отдѣленіе молодыхъ зачатковъ палочекъ отъ эпителиальнаго слоя посредствомъ *limitans externa*; быть можетъ оно находитъ свое объясненіе въ томъ, что та стадія развитія, которая сейчасъ описана не представляетъ еще самой ранней стадіи и что при появленіи бугорковъ, составляющихъ зачатки палочекъ, послѣдніе сначала не отдѣлены отъ клѣтокъ. Во всякомъ случаѣ соотвѣтствіе въ положеніи палочекъ и эпителиальныхъ клѣтокъ представляетъ весьма вѣскій аргументъ въ пользу генетической связи между палочками и эпителиемъ.

Слѣдующую стадію развитія палочекъ представляютъ на фиг. 145 четыре палочки, лежащія между описанными бугорками и большими шестью бугорками, лежащими на препаратѣ ниже. Эта стадія развитія отличается отъ предыдущей: 1) бѣльшей величиной самаго бугорка и 2) появленіемъ внутри бугорка вакуоля, которая въ дальнѣйшей стадіи развитія вырастаютъ; онѣ представляютъ по всей вѣроятности жирныя капли палочекъ. Хотя мнѣ не удалось видѣть эту стадію развитія ретивы на живыхъ стерлядяхъ, такъ что я не могу сказать достовѣрно, что вакуолы суть дѣйствительнаго жирныя капли, но въ пользу этого говоритъ 1) то что эти капли появляются какъ въ слѣдующей стадіи развитія, такъ и въ готовой ретивѣ, на тѣхъ же самыхъ мѣстахъ какъ и здѣсь и 2) то что онѣ имѣютъ тотъ же самый видъ при обработкѣ осміевою кислотой и гематовсиномъ, какъ и на нашемъ препаратѣ. Раннее появленіе жирныхъ капель въ палочкахъ не представляетъ ничего особен-

(<sup>2</sup>) Sitzungsber. der Wiener Academie 1867.

ваго, такъ какъ и у птицъ эти капли являются также очень рано (на 18-й день развитія, Максъ Шульце loc. cit. стр. 1032). Жирныя капли сравнительно съ палочками очень велики въ этой стадіи развитія, такъ что онѣ окружены только тонкимъ слоемъ основнаго вещества палочки.

Дальнѣйшее развитіе палочекъ заключается въ ихъ выростаніи. Центральныя палочки, въ палочковомъ районѣ (нижнія краевыя на рисункѣ), представляютъ бугорки нѣсколько суженныя на концѣ, но закругленные и неимѣющіе еще конической формы. Въ срединѣ каждой палочки заключена нѣсколько увеличенная жирная капля, и вещество палочекъ становится болѣе прозрачнымъ.

Остальные слои ретины въ стадіи В—С, нарисованные на фигурѣ 144, представляютъ слѣдующее строеніе. Слой гангенціальныхъ клѣтокъ фулькры состоитъ изъ большихъ и изъ маленькихъ клѣтокъ, расположенныхъ продольными рядами параллельно поверхности ретины. Ганглиозный слой ретины состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ клѣтокъ, расположенныхъ осями перпендикулярно къ поверхности ретины. Ганглиозный слой оптического нерва и здѣсь является въ видѣ двухъ слоевъ клѣтокъ (фиг. 145, <sup>1</sup>).

Въ стадіи D (фиг. 146), на всей поверхности ретины находится вполне развитый палочковый слой. Онъ является непрерывнымъ уже на нѣкоторыхъ промежуточныхъ стадіяхъ (между стад. С и D). Форма палочекъ въ этихъ стадіяхъ болѣе заостренная, коническая, чѣмъ въ предыдущей стадіи развитія. Въ стадіи D палочковый слой состоитъ изъ конусовъ, заостренныхъ на свободномъ концѣ и заключающихъ въ основной своей части жировыя капли. Кромѣ конусовъ я никакихъ другихъ образованій не видѣлъ какъ въ этой стадіи развитія, такъ и въ дефинитивно-развитой ретинѣ. Такъ какъ у взрослыхъ стерлядей концевой аппаратъ

ретины состоитъ не изъ конусовъ, а изъ палочекъ, то надо полагать, что въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія происходитъ развитіе палочекъ изъ конусовъ. По всей вѣроятности превращеніе конусовъ въ палочки происходитъ вслѣдствіе развитія наружныхъ члениковъ концеваго аппарата, которые у трехведѣльныхъ стерлядей очень мало развиты. Остальные слои ретины мало отличаются отъ предыдущей стадіи развитія (стадіи С). Въ ретинѣ еще не существуетъ ни развитой фулькры, ни радіальныхъ волоконъ. Тангенціальныя клѣтки фулькры существуютъ въ прежнемъ положеніи. Наиболее развитъ невроспонгій, который дифференцируется раньше другихъ слоевъ и развитіе котораго вообще проще, чѣмъ другихъ слоевъ. На внутренней границѣ невроспонгія лежитъ слой клѣтокъ—гангліозный слой извѣстный уже въ прежнихъ стадій развитія. Клѣтки гангліознаго слоя принимаютъ въ описываемой стадіи развитія грушевидную форму; онѣ вытягиваются въ отростокъ, направленный наружу и входящій внутрь невроспонгія. Этотъ отростокъ можно прослѣдить довольно далеко, но мнѣ никогда не удавалось видѣть выходъ его изъ невроспонгія и соединеніе съ другими элементами ретины. Хотя я не имѣю положительныхъ данныхъ относительно дальнѣйшей судьбы этихъ отростковъ, однако основываясь на радіальномъ положеніи ихъ, думаю, что эти отростки развиваются впослѣдствіи въ радіальныя волокна ретины.

Развитіе наружной пластинки вторичнаго глазнаго пузыря, дающей начало *пигментному слою ретины* (*stratum pigmentosum retinae*) чрезвычайно просто. У только что вылупившейся стерлядки эта пластинка (фиг. 141 Stpr) состоитъ изъ квадратныхъ клѣтокъ, на внутренней сторонѣ которыхъ уже появляется небольшое количество пигмента. Пигментъ отлагается въ видѣ тонкаго слоя сначала въ переднихъ

частяхъ клѣтокъ наружной стѣнки пузыря и затѣмъ мало по малу распространяется и на заднія. По мѣрѣ роста глаза, количество пигмента увеличивается, а вмѣстѣ съ тѣмъ и сплющиваются клѣтки пигментнаго слоя. Къ концу третьей ведѣли развитія всѣ клѣтки проникаются пигментомъ и образуютъ тонкій темный слой прилегающій къ наружной поверхности ретины. У трехнедѣльной стерляди я не видѣлъ отростковъ отъ клѣтокъ пигментнаго слоя ретины; эти отростки существуютъ однако у взрослой стерляди.

---

Исторія развитія ретины до настоящаго времени изслѣдована такъ мало, что еще довольно трудно изъ имѣющагося въ литературѣ, матеріала дѣлать сравненія и вывести общіе выводы. Поэтому я ограничусь здѣсь только указаніемъ на главныя результаты прежнихъ изслѣдованій и обращу главное вниманіе на аналогичные факты изъ развитія ретины миногъ, какъ, ближе всего стоящихъ къ стерлядямъ, позвоночныхъ животныхъ.

Изъ всѣхъ изслѣдованій по исторіи развитія ретины у позвоночныхъ самое обстоятельное безспорно принадлежитъ *Вильгельму Мюллеру* и относится къ развитію ретины миноги (<sup>1</sup>). Этотъ наблюдатель прослѣдивъ шагъ за шагомъ процессъ дифференцированія всѣхъ слоевъ ретины и далъ наиболѣе подробное и точное описаніе развитія этого сложнаго органа, тогда какъ работы прежнихъ ученыхъ главнымъ образомъ останавливаются только на нѣкоторыхъ слояхъ и по преимуществу касаются развитія палочковаго слоя,

---

(<sup>1</sup>) *Willh. Müller. Über die Stammesentwickel. des Sehorgans der Wirbelthiere.*

радіальныхъ волоконъ, гангліознаго слоя и слоя оптического нерва. Для насъ изслѣдованія *В. Мюллера* имѣютъ двойной интересъ, такъ какъ онѣ относятся къ позвоночнымъ, ближе всего стоящимъ къ стерляди. По изслѣдованіямъ *В. Мюллера*, ретина въ ранней стадіи развитія состоитъ изъ многослойнаго цилиндрическаго эпителія съ *limitans externa*; у личинокъ 40 Мм. длины, среди цилиндрическихъ вѣтокъ появляется слой круглыхъ клѣтокъ, который дѣлитъ зачатокъ ретины на два слоя: наружный и внутренній. Этотъ слой круглыхъ клѣтокъ составляетъ зачатокъ слоя тангенціальныхъ клѣтокъ *фулькры*, а слои, имѣ отдѣляемые, составляютъ зачатки: наружный—эпителіальнаго слоя, а внутренній—слой радіальныхъ волоконъ, спонгіобластовъ, невроспонгія, ганглія оптического нерва и проч. Не вдаваясь въ подробности дальнѣйшаго дифференцированія всѣхъ этихъ слоевъ, я упомяну только о томъ, что раньше прочихъ элементовъ обособляются радіальныя волокна. Невроспонгія образуется впоследствии, послѣ обособленія спонгіобластовъ.

Процессъ дифференцированія ретины у многихъ представляетъ нѣкоторыя особенности сравнительно съ тѣмъ, что мы знаемъ относительно развитія слоевъ ретины изъ изслѣдованій *Бабухина* <sup>(1)</sup>, *Келликера* <sup>(2)</sup>, *Гетте* <sup>(3)</sup>, *Лёве* <sup>(4)</sup>, *Вюрибурга* <sup>(5)</sup>, *Шенка* <sup>(6)</sup> и др. Большинство изслѣдователей, исключая *Лёве* и *Вюрибурга* сходятся въ своихъ результатахъ съ результатами *Бабухина*, по которымъ въ за-

---

<sup>(1)</sup> Würzb. naturw. Zeitschr. V. 1864.

<sup>(2)</sup> Entwicklungsgesch. des Mensch. u. der höh. Thiere 2 Aufl.

<sup>(3)</sup> Entwickel. der Unke.

<sup>(4)</sup> Arch. für microsc. Anatomie Bd. XV.

<sup>(5)</sup> Zur Entwick. des Säugethierauges Wiesbaden. Dies.

<sup>(6)</sup> Sitzungsber. der Wien. Akad. Bd. V. Abth. 2.



чатѣ ретины сначала образуются мюллеровскія волокна, затѣмъ слой гангліозныхъ клѣтокъ, дающихъ отростки, изъ которыхъ образуется волокнистый слой. Остающіяся, за обособленіемъ этого слоя, клѣтки зачатка ретины даютъ начало остальнымъ слоямъ ретины. По *Лёве*, весьма рано въ зачатѣ ретины дифференцируется зачатокъ палочковаго слоя.

Сравнивая развитіе ретины у миноги (по В. Мюллеру) съ развитіемъ ея у стерлядей, мы находимъ сходство въ раннемъ обособленіи зачатка для тангенціальныхъ клѣтокъ фукеры, который, какъ тамъ, такъ и у стерляди, является въ идѣ слоя клѣтокъ, лежащаго параллельно поверхности мѣтка ретины. Стерляди представляютъ однако отлічіе относительно развитія спонгіальнаго слоя, который у нихъ обособляется чрезвычайно рано: тогда еще, когда остальные слои не дифференцированы. Этотъ слой образуется у стерляди вѣроятно на счетъ клѣточныхъ слоевъ, лежащихъ въ внутренней части ретинальнаго зачатка, и происходитъ безъ обособленія особыхъ клѣтокъ, подобныхъ тѣмъ, которыя В. Мюллеръ называетъ спонгіобластами.

Образованіе палочковаго слоя происходитъ у стерлядей такъ точно, какъ и у другихъ животныхъ, изслѣдованныхъ *Бабухинимъ*, *Шенкомъ*, *Максомъ Шульце*, *В. Мюллеромъ*, т. е. вслѣдствіе образованія выступовъ отъ наружныхъ клѣтокъ ретинальнаго зачатка. Составляютъ ли эти выступы кутикулярныя образованія, или образуются какъ протоплазмическіе отростки, клѣтокъ? Я болѣе склоненъ въ пользу протоплазмической натуры ихъ. Въ равныхъ стадіяхъ, бугорки, служащіе зачатками палочекъ, окрашиваются также, какъ и протоплазма клѣтокъ, лежащихъ тотчасъ подъ ними, и только въ болѣе позднія стадіи развитія представляютъ другое отношеніе къ красящимъ веществамъ. Наблюдая рядъ стадій развитія палочекъ, можно прослѣдить

какъ постепенно измѣняется структура этихъ образованій, сначала весьма сходныхъ съ протоплазмой клѣтокъ.

### Развитіе хрусталика.

Отшнуровываніе хрусталика отъ основнаго слоя экзозерма происходитъ у стерлядей еще во время эмбриональнаго развитія, и у вылупившейся стерляди хрусталикъ представляетъ пузырь съ довольно толстыми стѣнками, состоящими изъ цилиндрическаго эпителія (фиг. 141 L). Передняя и задняя стѣнки пузыря представляютъ совершенно одинаковую толщину и одинаковое расположеніе клѣтокъ. У стерлядей разница между этими двумя частями хрусталиковаго зачатка, дающаго начало двумъ различнымъ частямъ хрусталика, выражается сравнительно поздне, чѣмъ у другихъ животныхъ (птицъ, амфибій, рептилій и млекопитающихъ см. Kessler Entwickl. des Auges стр. 7—20).

Дальнѣйшее развитіе хрусталика не представляетъ у стерлядей никакихъ выдающихся особенностей сравнительно съ, хорошо обследованнымъ, развитіемъ этого органа у другихъ позвоночныхъ животныхъ. Уже въ стадіи В (фиг. 142 L), задняя стѣнка хрусталиковаго пузыря весьма сильно утолщается и вдается внутрь полости его въ видѣ бугра, значительно уменьшающаго размѣры полости. Съ образованіемъ этого утолщенія, въ зачаткѣ хрусталика можно различить двѣ части: неутолщенную переднюю стѣнку, которая составляетъ зачатокъ эпителія хрусталика, и утолщенную заднюю, составляющую тѣло хрусталика, зачатокъ волоконъ его. Утолщеніе задней стѣнки состоитъ изъ удлиненныхъ клѣтокъ, выклинивающихся другъ съ другомъ, представляющихъ почти всегда треугольную форму, суженную на одномъ концѣ и расширенную на другомъ и снабжен-

ныхъ ядрами, окрашивающимися очень хорошо гематоксилиномъ. Расположеніе этихъ клѣтокъ относительно оси хрусталика не представляетъ такой правильности какая замѣчается въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія. Часть клѣтокъ обращена заостренными концами внутрь, другая часть наружу. Эпителій хрусталика состоитъ изъ довольно маленькихъ клѣтокъ, болѣе плоскихъ, чѣмъ въ предыдущей стадіи развитія.

Въ нѣсколько болѣе поздней стадіи развитія (фиг. 143 LF), утолщеніе задней стѣнки вырастаетъ настолько, что занимаетъ уже почти всю полость прежняго хрусталикоузурья. Отъ этой полости остается только тонкая щель, лежащая между утолщеніемъ и эпителиемъ хрусталика. При этомъ прогрессивномъ ростѣ, тѣло хрусталика расширяется на своемъ свободномъ концѣ и принимаетъ грушевидную форму. Вслѣдствіе этого, почти вся поверхность хрусталика въ этой стадіи развитія покрыта эпителиемъ; непокрытою остается только незначительная часть задней стѣнки его. Расположеніе клѣтокъ, будущихъ волоконъ хрусталика, представляетъ нѣкоторыя важныя измѣненія. На поперечныхъ разрѣзахъ, посрединѣ хрусталика можно замѣтить продольную линію, идущую какъ разъ по оси хрусталика и проходящую вслѣдствіе спайки клѣтокъ въ этомъ мѣстѣ расширенными концами. Отъ этой оси клѣтки хрусталика идутъ въ обѣ стороны по направленію къ периферіи. Въ задней части хрусталика находятся самыя большія клѣтки, по мѣрѣ же приближенія къ передней, онѣ становятся все меньше, и на переднемъ полюсѣ располагаются маленькія клѣтки. Окрашивая хрусталикъ гематоксилиномъ, можно убѣдиться, что протоплазма клѣтокъ его также измѣняется: внутренняя часть ея, лежащая вокругъ ядра, мелкозерниста и хорошо окрашивается гематоксилиномъ; периферическая

же становится болѣе блестящей, хуже окрашивается геа-токсилиномъ и утрачиваетъ зернистость.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 144 LF) это измѣненіе волоконъ хрусталика еще болѣе увеличивается. На поперечныхъ разрѣзахъ вся внутренняя и задняя часть хрусталика состоитъ изъ блестящаго, совершенно прозрачнаго, однороднаго и сильно преломляющаго свѣтъ вещества, которое составляетъ уже главную составную часть волоконъ хрусталика. Мелкозернистая протоплазма является въ очень незначительномъ количествѣ вокругъ ядеръ, а въ нѣкоторыхъ волокнахъ она совсѣмъ незамѣтна. Хрусталикъ при этомъ увеличивается. Расположеніе волоконъ его остается тоже, какъ и въ предыдущей стадіи развитія. Волокна слѣдуютъ къ центру задней поверхности и отсюда направляются къ периферіи, образуя на поперечныхъ разрѣзахъ мѣстами своихъ спаякъ линію, которая идетъ по оси хрусталика. Полость прежняго хрусталиковаго пузыря совершенно исчезаетъ: тѣло хрусталика непосредственно прилегаетъ къ эпителию.

Эпителий (фиг. 143, 144 LE), по мѣрѣ роста хрусталика, постепенно сплющивается и у трехнедѣльных стерлядей представляетъ тонкую однослойную оболочку, покрывающую почти всю поверхность хрусталика. Въ этой стадіи также какъ и въ предыдущей, незначительная часть задней поверхности хрусталика остается непокрытою эпителиемъ.

### Развитіе стекловиднаго тѣла.

До послѣдняго времени все эмбриологи принимали, что стекловидное тѣло образуется у позвоночныхъ животныхъ изъ головныхъ пластинокъ, врастающихъ внутрь полости вторичнаго глазнаго пузыря, черезъ глазную щель. Этотъ

взглядъ былъ высказанъ впервые *Шёлеромъ* <sup>(1)</sup> еще въ 1848 году, и, согласно ему, стекловидное тѣло разсматривается и въ настоящее время какъ одинъ изъ видовъ соединительной ткани. Къ числу приверженцевъ Шёлера и въ настоящее время относятся большинство эмбриологовъ, между которыми находятся такіе авторитеты, какъ *Келликеръ* <sup>(2)</sup>. Въ 1871 году *Кесслеръ* <sup>(3)</sup> выступилъ съ новымъ, совершенно противоположнымъ взглядомъ, который онъ развилъ позднѣе болѣе подробное <sup>(4)</sup>. *Кесслеръ* отрицаетъ вращаніе головныхъ пластинокъ въ полость вторичнаго глазнаго пузыря, для образованія стекловиднаго тѣла, и принимаетъ, что стекловидное тѣло происходитъ, какъ транссудатъ изъ сосудовъ, входящихъ черезъ глазную щель. Клѣтки, находящіяся въ стекловидномъ тѣлѣ, происходятъ, по *Кесслеру*, изъ кровяныхъ шариковъ, вышедшихъ изъ стѣнокъ сосуда и видоизмѣненныхъ въ однородномъ основномъ веществѣ стекловиднаго тѣла. Слѣдовательно, въ образованіи стекловиднаго тѣла, по *Кесслеру*, принимаетъ участіе главнымъ образомъ кровь, какъ своею плазмой, такъ и форменными элементами, а отсюда слѣдуетъ выводъ, что стекловидное тѣло не можетъ быть разсматриваемо какъ видъ соединительной ткани, такъ какъ имѣетъ происхожденіе совершенно отличное отъ послѣдней.

Зародыши стерляди и амфибій представляютъ весьма удобные объекты для изслѣдованія развитія стекловиднаго тѣла, потому что у нихъ кровяные шарики во время эмбриональнаго развитія довольно рѣзко отличаются отъ осталь-

---

<sup>(1)</sup> *Schoeler*. De oculi evolutione in embryonibus gallinaceis Diss. Dorpat. 1848.

<sup>(2)</sup> *Entwicklungsgeschichte des Mensch. etc.* стр. 641—648.

<sup>(3)</sup> *Untersuch. über die Entw. des Auges am Hünchen und Triton.*

<sup>(4)</sup> *Zur Entw. des Auges. der Wirbelthiere* 1877.

ныхъ клѣтокъ зародыша. Протоплазма кровяныхъ тѣлецъ у этихъ животныхъ наполнена желточными шариками, которые уже при малыхъ увеличеніяхъ придаютъ кровянымъ шарикамъ блестящій оттѣнокъ, отличающій ихъ отъ клѣтокъ головныхъ пластинокъ. Слѣдовательно, если мнѣніе *Кесслера* относительно выхода кровяныхъ шариковъ изъ сосуда вѣрно, то въ стекловидномъ тѣлѣ стерляди мы должны встрѣтить различнаго рода клѣтки, представляющія различныя стадіи превращенія кровяныхъ тѣлецъ въ клѣтки стекловиднаго тѣла, и эти измѣненія должны быть очевидны, чѣмъ у другихъ животныхъ, въ виду указанной сейчасъ особенности кровяныхъ тѣлецъ этого животнаго. Я долженъ замѣтить, что, хотя относительно происхожденія основнаго вещества стекловиднаго тѣла я вполне могу согласиться съ мнѣніемъ *Кесслера*, я не могу этого сдѣлать относительно происхожденія клѣтокъ стекловиднаго тѣла.

Развитіе стекловиднаго тѣла начинается у стерляди еще во время эмбриональнаго періода и совпадаетъ, по времени, съ образованіемъ хрусталика. Во время отдѣленія хрусталика отъ верхняго зародышеваго листа, между хрусталикомъ и стѣнкою вторичнаго глазнаго пузыря находится уже свѣтлая однородная масса, ограниченная, какъ со спинной, такъ и съ брюшной стороны глазнаго пузыря головными пластинками (фиг. 70 и 71). Эта однородная масса во время пост-эмбриональнаго періода увеличивается въ объемѣ и занимаетъ полость вторичнаго пузыря. Она составляетъ зачатокъ основной массы стекловиднаго тѣла (фиг. 141, 142, 143, 144 Сv). На продольныхъ разрѣзахъ можно легко замѣтить, что клѣтки головныхъ пластинокъ доходятъ какъ разъ до краевъ чашкообразнаго вторичнаго пузыря и не заходятъ въ полость послѣдняго. Стекловидное тѣло въ первыя стадіи развитія совершенно не имѣетъ клѣтокъ.

Въ ранней стадіи пост-эмбриональнаго развитія въ глазной щели появляется сосудистая петля, которая по всей вѣроятности образуется гораздо раньше, хотя не имѣетъ такихъ правильныхъ очертаній. Еще во время отдѣленія хрусталика (фиг. 70), въ головныхъ пластинкахъ виденъ каналъ, ограниченный съ обѣихъ сторонъ рядами клѣтокъ и представляющій, по своему положенію, сходство съ сосудомъ, входящимъ внутрь вторичнаго глазнаго пузыря; я не имѣлъ однако въ этомъ каналѣ кровяныхъ тѣлецъ и потому не рѣшился признать его за кровеносный сосудъ. На разрѣзахъ изъ стадіи В (фиг. 142) петля кровеноснаго сосуда видна очень хорошо и на нѣкоторыхъ удачныхъ препаратахъ (какъ на фиг. 142) переполнена кровяными тѣльцами, которыя легко узнаются по ихъ блестящей протоплазмѣ. Стѣнки сосуда состоятъ изъ плоскихъ эндотелиеобразныхъ клѣтокъ, легко окрашивающихся гематоксилиномъ, тогда какъ протоплазма кровяныхъ тѣлецъ, по причинѣ большаго содержанія желточныхъ шариковъ, не окрашивается.

Въ этихъ же стадіяхъ развитія въ зачаткѣ стекловиднаго тѣла попадаютъ клѣтки. Ихъ можно видѣть не на всѣхъ поперечныхъ разрѣзахъ; онѣ вообще малочисленны и всѣ болѣе или менѣе однообразны. Всѣ клѣтки красятся хорошо гематоксилиномъ и состоятъ изъ протоплазмы и ядра. Ни въ одной изъ нихъ я не замѣчалъ присутствія желточныхъ шариковъ, которое должно было бы быть замѣтнымъ, если бы онѣ происходили изъ кровяныхъ тѣлецъ. Клѣтки стекловиднаго тѣла расположены въ различныхъ мѣстахъ его: возлѣ сосудистой петли и на границѣ съ ретинной и какъ тѣ, такъ и другія совершенно одинаковы. Такое однообразіе въ строеніи клѣтокъ не можетъ служить подтвержденіемъ Кесслеровскаго взгляда и заставляетъ на-

противъ предполагать иное происхожденіе клѣтокъ стекловиднаго тѣла, чѣмъ то, которое высказано Кесслеромъ изъ тритона, курицы и млекопитающихъ. Я считаю нужнымъ замѣтить, что для меня рисунки *Кесслера*, даже относительно упомянутыхъ позвоночныхъ животныхъ, не совсѣмъ убѣдительны, и процессъ превращенія кровяныхъ тѣлецъ, который можетъ быть весьма ясенъ на препаратахъ *Кесслера*, на рисункахъ его является слишкомъ мало доказательнымъ.

Оставляя такимъ образомъ въ сторонѣ предположеніе о происхожденіи клѣтокъ стекловиднаго тѣла изъ кровяныхъ шариковъ, какъ не имѣющее за себя по крайней мѣрѣ въ нашемъ случаѣ никакихъ фактовъ, мы можемъ представить себѣ еще два возможныхъ случая происхожденія этихъ клѣтокъ, а именно: изъ стѣнокъ петлеобразнаго сосуда, или изъ головныхъ пластинокъ. Стѣнки петлеобразнаго сосуда состоятъ изъ плоскихъ клѣтокъ; онѣ на всѣхъ препаратахъ совершенно гладки и не даютъ отростковъ. Слѣдовательно въ стѣнкахъ сосуда мы также не имѣемъ основанія искать матеріала для образованія клѣтокъ стекловиднаго тѣла и должны остановиться на возможности участія головныхъ пластинокъ въ образованіи этихъ клѣтокъ. Сравнивая клѣтки стекловиднаго тѣла съ клѣтками головныхъ пластинокъ, можно замѣтить сходство между ними во всякомъ случаѣ гораздо большее, чѣмъ съ кровяными шариками. Протоплазма тѣхъ и другихъ окрашивается гематоксилиномъ, и оба рода клѣтокъ имѣютъ почти одинаковую форму. Опираясь на сходствѣ клѣтокъ стекловиднаго тѣла съ клѣтками головныхъ пластинокъ, гораздо естественнѣе предположить, что первыя образуются изъ послѣднихъ, чѣмъ допустить происхожденіе ихъ изъ кровяныхъ шариковъ. Вопросъ только въ томъ: какимъ образомъ проникаютъ клѣтки головныхъ пластинокъ внутрь полости вторичнаго глазнаго пузыря? Отростки го-



ловныхъ пластинокъ въ такомъ видѣ, какъ онъ описывается со временъ *Шелера*, у стерлядей не образуются; слѣдовательно нельзя допустить, чтобы клѣтки вросли группами, образующими зачатокъ стекловиднаго тѣла. Можно однако легко допустить, что онѣ по одиночкѣ проникаютъ внутрь стекловиднаго тѣла, и наиболее вѣроятнымъ путемъ такого проникновенія можетъ служить глазная щель. На нѣкоторыхъ препаратахъ попадаютъ въ глазной щели клѣтки (фиг. 143 Svz), которыя очень похожи на клѣтки стекловиднаго тѣла, а также на клѣтки головныхъ пластинокъ. Я склоненъ считать существованіе этихъ клѣтокъ за доказательство проникновенія клѣтокъ головныхъ пластинокъ и не останавливаюсь въ окончательномъ рѣшеніи этого только то, что въ этомъ же мѣстѣ проходитъ петлеобразный сосудъ и, что на разрѣзахъ возможно принять отрѣзокъ этого сосуда за клѣтки головныхъ пластинокъ. На этомъ только основаніи я не рѣшаюсь высказаться рѣшительно въ пользу происхожденія клѣтокъ стекловиднаго вещества изъ головныхъ пластинокъ, считая однако такой способъ происхожденія наиболее вѣроятнымъ изъ всѣхъ, указанныхъ выше.

#### **Развитіе роговицы, склеры, хоріондеи и передней камеры глаза.**

Развитіе роговицы, склеры, хоріондеи и образованіе передней камеры глаза находятся въ такой взаимной зависимости, что должно быть описано вмѣстѣ. Всѣ эти части глаза берутъ начало изъ головныхъ пластинокъ, при чемъ въ образованіи согпеае принимаетъ участіе конечно также и верхній зародышевый листъ. Ранѣе всѣхъ другихъ образуется зачатокъ согпеае, но такъ какъ онъ впослѣдствіе приходитъ въ соединеніе съ зачатками склеры и хоріондеи, то прежде

чѣмъ приступимъ къ описанію развитія роговицы, рассмотримъ положеніе глаза вообще по отношенію къ головнымъ пластинкамъ, дающимъ начало склерѣ, хоріоидѣ и роговицѣ.

Во время отдѣленія линзы отъ основнаго слоя экзодерма (фиг. 70 и 71), впереди глаза совершенно нѣтъ мезодерма; линза непосредственно прилегаетъ къ верхнему зародышевому листу. Такое отношеніе глаза къ мезодерму остается однако не долго, такъ какъ у вылупившейся стерляди, впереди хрусталика, находится уже довольно толстый слой мезодерма (фиг. 141 Срр1). Какимъ образомъ происходитъ разростаніе мезодерма на передній сегментъ глаза?—этого я рѣшить не могъ, такъ какъ не имѣлъ промежуточныхъ стадій развитія. Я замѣчу здѣсь только, что появленіе мезодерма впереди глаза у стерляди представляетъ фактъ, замѣченный также и у нѣкоторыхъ другихъ позвоночныхъ животныхъ напр. у млекопитающихъ по Келликеру. Изъ этого передняго слоя мезодерма у стерляди, также какъ и у млекопитающихъ, образуется *соединительная ткань согнети*. Вторичные глазные пузыри сзади прилегаютъ непосредственно къ головнымъ пластинкамъ. Въ стадіи В клѣтки послѣднихъ, непосредственно соприкасающіяся съ задней стѣнкой вторичнаго глазнаго пузыря, ложатся параллельно поверхности глазнаго пузыря. Вслѣдствіи этого, вокругъ задняго сегмента пузыря обособляется слой мезодерма, который въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія даетъ начало *склерѣ и сосудистой оболочкѣ*, развивающимся такимъ образомъ изъ одного общаго зачатка. Этотъ слой мезодерма соединяется непосредственно съ описаннымъ выше зачаткомъ *согнети* (фиг. 143). Такимъ образомъ, уже въ довольно ранній періодъ пост-эмбриональнаго развитія, какъ передняя, такъ и задняя часть вторичнаго глазнаго пузыря покрыты головными

пластинками, дающими начало различнымъ частямъ стѣнокъ глаза. Дальнѣйшія измѣненія этихъ зачатковъ состоятъ въ обособленіи и развитіи изъ нихъ отдѣльныхъ упомянутыхъ частей глаза; описаніе этого развитія мы начнемъ съ рою-  
щны.

Относительно развитія роговицы и образованія передней камеры глаза у позвоночныхъ животныхъ существуетъ два взгляда. По *Келлиkerу* <sup>(1)</sup>, у млекопитающихъ животныхъ хрусталикъ, тотчасъ же послѣ отдѣленія его отъ верхняго зародышеваго листа, прикрытъ спереди слоемъ мезодермы. Этотъ слой составляетъ, по *Келлиkerу*, зачатокъ мембраны *pirillaris* и роговицы. Впослѣдствіи онъ расщепляется на два слоя, изъ которыхъ наружный образуетъ зачатокъ *corneae*, внутренній—зачатокъ *membranae pirillaris*. Щель, образуемая между двумя послѣдними слоями, составляетъ переднюю камеру глаза, которая по *Келлиkerу* образуется слѣдовательно черезъ расщепленіе. Другой, совершенно противоположный взглядъ принадлежитъ *Кесслеру*. По *Кесслеру*, средній зародышевый листъ у курицы простирается только до краевъ вторичнаго глазнаго пузыря, и вслѣдствіе этого линза непосредственно прилегаетъ къ верхнему листу. Образованію *corneae*, которое происходитъ и по *Кесслеру* на счетъ головныхъ пластинокъ, предшествуетъ появленіе однородной оболочки, которую *Кесслеръ* называетъ *cornea prorgia* и которая является какъ выдѣленіе эпителия роговицы. Послѣ образованія *corneae prorgiae* *Kess.*, кѣтъи головныхъ пластинокъ двигаются къ периферіи роговицы подъ *cornea prorgia* и образуютъ одинъ слой, со-

---

<sup>(1)</sup> *Entwick. des Menschen etc.* стр. 670.

<sup>(2)</sup> *Zur Entwick. des Auges der Wirbelthiere* стр. 83—91.

ставляющій эндотелій роговицы. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія клѣтки головныхъ пластинокъ проникаютъ въ *cornea propria* и образуютъ вмѣстѣ съ послѣдней соединительную ткань роговицы.

Мы видѣли, что у стерляди въ раннихъ стадіяхъ развитія образуется передъ хрусталикомъ слой мезодерма, служащій зачаткомъ роговицы. Изъ этого слѣдуетъ, что развитіе этой части глаза у стерляди совершенно подтверждаетъ взглядъ *Келликера*, по крайней мѣрѣ относительно первыхъ стадій. Слѣдующія же стадіи развитія роговицы представляютъ нѣкоторыя особенности у стерлядей сравнительно съ млекопитающими, особенности, заключающіяся въ томъ, что первоначальный зачатокъ роговицы во время роста глаза не утолщается, а напротивъ становится тоньше. Такъ, въ стадіи между В—С (фиг. 143) передъ линзой находится уже весьма тонкій слой, состоящій всего изъ одного только слоя клѣтокъ. Утонченіе зачатка роговицы выражено главнымъ образомъ въ центрѣ этого зачатка; въ краямъ же, въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ онъ прилегаетъ къ краю вторичнаго глазнаго, онъ напротивъ утолщается. Въ стадіи между С и D подъ эпителиемъ роговицы находится только одинъ слой сплюснутыхъ клѣтокъ, который къ краямъ ретины утолщается и срастается съ зачаткомъ радужной оболочки, которая въ этой стадіи начинаетъ развиваться (фиг. 144 Js, Cr). Вслѣдствіе такого отношенія краевой части роговицы къ зачатку радужины и, такъ какъ зачатокъ радужины прилегаетъ непосредственно къ цилиарной части ретины, — въ передней части глаза образуется полость, ограниченная спереди роговицею, сзади заворотомъ роговицы къ зачатку *iridis* и хрусталикомъ; эта полость составляетъ *переднюю камеру глаза*.

Изъ описанныхъ сейчасъ измѣненій зачатка роговицы видно, что въ позднихъ стадіяхъ развитія онъ состоитъ изъ одного только слоя мезодермальныхъ клѣтокъ, прикрытаго сверху двумя слоями экзодерма. Въ этой стадіи развитія роговица представляетъ большое сходство съ тою стадіею развитія ея у птицъ по *Кесслеру*, когда подъ *corneae prorgiae* образуется эндотелій. Разница между птицами и стерлядями заключается только въ отсутствіи у послѣднихъ *corneae prorgiae*, которой у нихъ не образуется никогда. Я не имѣлъ случая наблюдать дальнѣйшихъ стадій развитія роговицы (у 3-недѣльныхъ стерлядей она состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ), и потому о значеніи мезодермального слоя роговицы могу судить только по аналогіи съ тѣмъ, что описано *Кесслеромъ* для другихъ позвоночныхъ животныхъ. Я думаю именно что этотъ слой составляетъ зачатокъ эндотелия роговицы, а что соединительная ткань образуется черезъ смещение его, или черезъ разрастаніе клѣтокъ краевой его части.

Сопоставляя описанные факты съ изложенными выше взглядами *Келликера* и *Кесслера* мы, видимъ, что развитіе роговицы у стерляди отличается, и отъ *Келликеровскаго*, и отъ *Кесслеровскаго* описанія, и въ тоже время въ нѣкоторыхъ отдѣльныхъ пунктахъ сходно и съ тѣмъ и съ другимъ. Первый зачатокъ роговицы имѣетъ сходство съ первыми стадіями развитія ея у млекопитающихъ (по *Келликеру*), но у стерлядей не существуетъ расщепленія для образованія передней камеры глаза, какое описываетъ *Келликеръ* для млекопитающихъ. Напротивъ послѣдующія измѣненія этого зачатка ведутъ къ такимъ стадіямъ, которыя совершенно похожи на *Кесслеровскія*, за исключеніемъ отсутствія базальной однородной оболочки (*corneae prorgiae*), которая по

*Кесслеру* существуетъ во всѣхъ классахъ позвоночныхъ животныхъ.

Развитіе *хоріондеа* и *склеры* происходитъ изъ одного общаго зачатка, происходящаго изъ головныхъ пластинокъ, непосредственно прилежающихъ къ вторичному главному пузырю. Въ раннихъ стадіяхъ развитія происходитъ уже обособленіе обѣихъ оболочекъ глаза, выражающееся въ появленіи пигмента во внутреннемъ слое общаго зачатка (фиг. 143 Chor). Пигментированный слой зачатка составляетъ зачатокъ *хоріондеа*, наружный, непигментированный слой — зачатокъ *склеры*. Пигментъ, составляющій зачатокъ пигментнаго слоя сосудистой оболочки, появляется сначала на незначительной части задней поверхности вторичнаго глазнаго пузыря, какъ разъ соответственно тому мѣсту, гдѣ появляются впервые пигментныя зернышки въ *stratum pigmentosum retinae*. Въ стадіи между В и С (фиг. 143) находятся только отдѣльныя пигментированныя клѣтки, болѣе или менѣе отдѣленныя другъ отъ друга пигментированными частями зачатка *хоріондеа*. Впослѣдствіи количество пигмента увеличивается и пигментныя клѣтки ложатся другъ возлѣ друга, образуя сплошной слой (фиг. 144 Chor). Пигментный слой сосудистой оболочки покрываетъ всю заднюю поверхность глаза, лежитъ непосредственно на задней стѣнкѣ вторичнаго глазнаго пузыря и переходитъ въ цилиарной части на край послѣдняго. Здѣсь зачатокъ *tunica vasculosa* утолщается и сливается съ эндотеліальнымъ слоемъ *corneae*, который, какъ сказано выше, заворачивается въ этомъ мѣстѣ и прилегаетъ непосредственно къ ретинѣ. Утолщеніе, состоящее изъ эндотелія роговицы пигмента и краевой части вторичнаго пузыря, образующей *pars ciliaris retinae*, составляетъ зачатокъ *corpus ciliare* (фиг. 144 Cs). Такимъ образомъ происходитъ пигментный слой сосудистой оболочки. Соедини-

тельнотканый слой, строма сосудистой оболочки образуется изъ вѣтокъ, непосредственно прилегающихъ къ пигментному слою снаружи. Онъ является въ видѣ очень тонкаго прозрачнаго слоя и становится ясно замѣтнымъ тогда, когда образуется склера.

*Склера* (фиг. 143, 144 Scl) только въ раннихъ стадіяхъ развитія (между В и С фиг. 143) состоитъ изъ удлинненныхъ вѣтокъ, расположенныхъ параллельно поверхности вторичнаго глазнаго пузыря. Когда начинается хондрификація головныхъ пластинокъ, то зачатокъ склеры превращается въ хрящъ (фиг. 144 Scl). При этомъ зачатокъ утолщается особенно въ задней части глаза и становится постепенно толще по мѣрѣ приближенія къ роговицѣ. Образование хряща происходитъ, какъ кажется, не на всей поверхности склеры одновременно, такъ какъ на разрѣзахъ изъ стадіи промежуточной между С и D (фиг. 144) хрящевая пластинка встрѣчается только на верхней (спинной) части глаза.

Въ заключеніе я считаю нужнымъ сказать нѣсколько словъ о развитіи *эмк*, которое начинается у стерлядей очень рано. Уже въ стадіи между В и С (фиг. 143) сверху и снизу глазъ образуются довольно значительныя утолщенія мезодерма, составляющія зачатки *вѣк*. Въ образованіи *вѣк* принимаютъ участіе какъ головныя пластинки, такъ и верхній зародышевый листъ. На разрѣзѣ фиг. 143 верхній зародышевый листъ сползъ, поэтому видно только одно утолщеніе головныхъ пластинокъ, которое играетъ повидимому главную роль при образованіи *вѣк*, такъ какъ эпителий глаза прикрываетъ это утолщеніе сверху. На фиг. 144, гдѣ эпителий сохраненъ, видно, что онъ не представляетъ никакихъ измѣненій въ зачаткахъ *вѣк*. Сравнивая фиг. 143 съ фиг. 144, можно замѣтить, что въ раннихъ стадіяхъ развитія *вѣки* развиты больше, чѣмъ въ позднихъ. Уменьшеніе *вѣк* происходитъ

повидимому не отъ дѣйствительнаго умепьшенія зачатка ихъ, а обусловливается главнымъ образомъ выростаніемъ передняго сегмента глаза, какъ это видно изъ сравненія обѣихъ названныхъ фигуръ. Вслѣдствіе этого выростанія, зачатки вѣкъ отодвигаются вверхъ и внизъ и кажутся гораздо меньше, чѣмъ въ предыдущей стадіи.

## 2. РАЗВИТІЕ УХА.

Въ 1-й части (стр. 172—173) было описано образованіе слуховаго пузырька въ видѣ углубленія основнаго слоя верхняго зародышеваго листа и отдѣленіе его отъ этого слоя, т. е. тѣ процессы развитія слуховаго органа, которые происходятъ во время эмбриональнаго развитія. У вылупившейся стерляди зачатокъ кожистаго лабиринта является въ видѣ замкнутаго пузырька, состоящаго изъ одного слоя кѣтокъ. Верхняя стѣнка этого пузырька тоньше нижней, такъ какъ она состоитъ изъ болѣе плоскихъ кѣтокъ, чѣмъ послѣдняя; разница въ толщинѣ стѣнокъ выражена уже въ моментъ отдѣленія слуховаго пузырька отъ верхняго зародышеваго листа и сохраняется во время всего развитія.

Кожистый лабиринтъ остается недолго въ такой примитивной формѣ. Въ стадіи промежуточной между А и В въ немъ замѣчаются уже весьма важныя измѣненія, состоящія въ образованіи *recessus labyrinthi*. Этотъ полый отростокъ слуховаго пузырька у стерлядей, какъ и у всѣхъ другихъ позвоночныхъ, появляется раньше всѣхъ другихъ частей внутренняго уха. По мѣсту своего образованія *recessus labyrinthi* также какъ и въ другихъ отношеніяхъ вполне соотвѣтствуетъ тому же органу высшихъ позвоночныхъ животныхъ; онъ появляется именно на верхней (спин-



вой) части лабиринтного пузыря. Въ стадіи промежуточной между А и В *recessus labyrinthi* имѣетъ форму маленькаго полого отростка, оканчивающагося нѣсколько расширеннымъ закругленнымъ концомъ (фиг. 147 Rl).

Остающаяся, за образованіемъ *recessus*, часть слуховаго пузырька представляетъ зачатокъ всѣхъ остальныхъ органовъ лабиринта: полукружныхъ каналовъ, *utricle*, *sacculus* и *canalis cochlearis*. Въ описываемой стадіи развитія (фиг. 147) еще трудно отличить зачатки этихъ органовъ, такъ какъ слуховой пузырекъ имѣетъ болѣе или менѣе правильную овальную форму. Верхняя стѣнка его (обращенная въверхъ стороной зародыша) правильно закруглена, внутренняя же (обращенная къ продолговатому мозгу) посредины слуховаго пузырька нѣсколько вздута въ видѣ бугра. Этотъ бугоръ составляетъ, судя по аналогіи съ другими позвоночными животными, зачатокъ *sacculus rotundus*. Тотчасъ подъ нимъ, въ массѣ головныхъ пластинокъ, лежитъ *ganglion acusticus*, который вѣроятно своимъ давленіемъ обуславливаетъ меньшую кривизну внутренней стѣнки слуховаго пузыря. Судя по положенію *gangl. acusticus* въ этой и послѣдующихъ стадіяхъ развитія, нижняя, нѣсколько выдающаяся внизъ, часть слуховаго пузыря можетъ быть принята за зачатокъ *canalis cochlearis*. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія слуховой ганглии располагается около внутренней стѣнки этого канала.

Въ стадіи В форма слуховаго пузырька значительно измѣняется (фиг. 148). Въ немъ уже весьма ясно намѣчаются зачатки полукруглыхъ каналовъ и улитки. Образование зачатковъ этихъ органовъ до такой степени сходно съ развитіемъ ихъ у другихъ позвоночныхъ, что, для избѣжанія повтореній уже извѣстнаго, я постараюсь быть по возможности краткимъ въ описаніи этой стадіи развитія. Слуховой пу-

зырекъ утрачиваетъ свою овальную форму и образуетъ въ различныхъ частяхъ полые выросты. Общая форма его въ этой стадіи развитія болѣе всего приближается къ треугольнику, обращенному верхушкой къ спинной, основаніемъ—къ брюшной части зародыша. Въ верхней части лабиринта находится *recessus labyrinthi*, который, сравнительно съ предыдущей стадіей развитія, значительно вырастаетъ. Онъ представляетъ теперь (фиг. 148 Rl) довольно длинную трубку, равняющуюся почти  $\frac{1}{2}$  всей вышины лабиринта, съ слѣдымъ верхнимъ закругленнымъ концомъ. Кнаружи отъ *recessus labyrinthi* находится другой выростъ слуховаго пузыря, который также направленъ вверхъ и представляетъ *зачатокъ вертикальных полукружныхъ каналовъ* (фиг. 148 Csmc). Въ описываемой стадіи развитія онъ представляетъ треугольную форму, заостренную на верхнемъ концѣ. Основаніе его отдѣляется отъ остальной части лабиринта легкимъ пережимомъ, происходящимъ, какъ надо полагать, вслѣдствіе бѣльшаго роста въ этомъ мѣстѣ головныхъ пластинокъ и давленія ихъ на стѣнку лабиринта. *Recessus labyrinthi* отдѣляется отъ зачатка полукружныхъ каналовъ тонкимъ слоемъ головныхъ пластинокъ. Нижняя часть лабиринтоваго пузыря представляетъ также два расширенія, направленные къ наружной и внутренней части зародыша. Наружное расширеніе (фиг. 148 Ch) составляетъ *зачатокъ горизонтальнаго полукружнаго канала*; оно отдѣляется отъ зачатка вертикальныхъ каналовъ упомянутыхъ выше пережимомъ. Внутреннее расширеніе, имѣющее видъ полого коническаго отростка, направленаго кнутри и книзу, представляетъ *зачатокъ canalis cochlearis* (фиг. 148 Lg), о которомъ была рѣчь при описаніи предыдущей стадіи развитія. На внешней стѣнѣ зачатка улитки находится *ganglion acusticus*. Кверху отъ зачатка улитки внутренняя стѣнка

лабиринта возвышается и образуетъ упомянутый выше *sacculus rotundus*.

Зачатки всѣхъ этихъ органовъ не отдѣлены другъ отъ друга и представляютъ только мѣстныя расширенія первичнаго слуховаго пузыря, въ чемъ легко можно убѣдиться, просматривая цѣлую серію разрѣзовъ изъ одного и того же слуховаго органа. Полости всѣхъ этихъ зачатковъ открываются широкими отверстіями въ общую полость слуховаго органа; такъ что въ описываемой стадіи развитія мы не можемъ говорить ни объ одной изъ частей лабиринта, какъ объ обособленной части и должны представлять себѣ лабиринтъ въ видѣ пузыря, расширеннаго въ различныхъ мѣстахъ и дающаго этими расширениями начало зачаткамъ будущихъ, обособляющихся другъ отъ друга органовъ.

Сравнивая описываемую стадію развитія съ предыдущей, легко замѣтить, что измѣненія формы слуховаго пузыря, выражающіяся въ образованіи зачатковъ различныхъ органовъ лабиринта, происходятъ вслѣдствіе неравномѣрнаго роста различныхъ частей пузыря. Направленіе роста слуховаго пузыря можетъ быть довольно легко опредѣлено изъ относительнаго положенія пузыря къ близъ-лежащимъ органамъ въ предыдущей и въ настоящей стадіи развитія; очень удобнымъ пунктомъ для ориентированія относительно измѣненій формы можетъ служить *sacculus rotundus*, который по отношенію къ продолговатому мозгу представляетъ одинаковое положеніе, какъ въ стадіи А—В (фиг. 147), такъ и въ стадіи В (фиг. 148). Выходя изъ этого пункта и сравнивая форму слуховаго пузыря на фиг. 147 и 148, мы видимъ, что ростъ его происходитъ по всѣмъ тремъ направленіямъ т. е. вверхъ, внизъ и наружу. Выростаніе верхней части, которое идетъ сильнѣе, чѣмъ въ остальныхъ направленіяхъ, обуславливаетъ образованіе вертикальных полу-

круглыхъ каналовъ и удлиненіе *recessus labyrinthi*; выростаніе наружу и внизъ ведетъ за собою образованіе горизонтальнаго канала и *canalis cochlearis*.

Въ стадіи В—С зачатокъ слуховаго органа представляетъ также еще мѣшокъ съ нѣсколькими боковыми выростами, служащими зачатками полукружныхъ каналовъ и улитковаго канала. Разница отъ предыдущей стадіи развитія заключается главнымъ образомъ въ томъ, что горизонтальный и вертикальные полукружные каналы отдѣляются явственнѣе другъ отъ друга, чѣмъ это было прежде. Фиг. 149 представляетъ разрѣзъ черезъ лабиринтъ въ этой стадіи развитія. Разрѣзъ прошелъ не совсѣмъ черезъ средину лабиринта, не чрезъ *recessus labyrinthi*, поэтому слуховой органъ имѣетъ здѣсь нѣсколько иную форму, чѣмъ на фиг. 148 и 150. Зачатки полукружныхъ каналовъ (фиг. 149 *Csm* и *Csmch*) представляютъ довольно обширные пузыри; между ними вдастся масса головныхъ пластинокъ, которая вдавливаются внѣшнюю стѣнку лабиринта и образуетъ границу между горизонтальными и вертикальными каналами. Въ этомъ отношеніи описываемая стадія развитія представляетъ особый интересъ, такъ какъ здѣсь мы встрѣчаемъ первое начало *отдѣленія полукружныхъ каналовъ* отъ общаго зачатка лабиринта. При этомъ зачатки другихъ частей лабиринта весьма мало измѣняются. Зачатокъ улитки вырастаетъ, расширяется на своемъ переднемъ концѣ, сообщаемся съ *sacculus* и искривляется по направленію къ хордѣ. Онъ принимаетъ форму рожка, соединеннаго открытою и расширенною своею частью съ лабиринтомъ. Сравнивая эти измѣненія улитковаго канала съ соответственными стадіями развитія слуховаго органа высшихъ позвоночныхъ животныхъ, мы находимъ ихъ вполне тождественными съ первыми стадіями развитія улитки высшихъ позвоночныхъ. Улитка по-

слѣднихъ, въ очень раннія стадіи развитія, также изгибается по направленію къ центру т. е. хордѣ и представляетъ до такой степени поразительное сходство съ *canalis cochlearis* стерлядей, что мы довольно точно можемъ опредѣлить соответственныя стадіи развитія стерлядей и высшихъ позвоночныхъ и указать, на какой именно стадіи развитіе улитки стерлядей останавливается, по отношенію къ развитію улитки млекопитающихъ. Описываемая теперь стадія развитія представляетъ наибѣйшее сходство съ той стадіей развитія лабиринта млекопитающихъ, которая нарисована у *Бэттхера*<sup>(1)</sup> на фиг. 9 (зародышъ барана 1,6 См длины). Въ такомъ состояніи улитковый каналъ и остается у стерляди до конца третьей недѣли развитія. Измѣненіе его заключается только въ незначительномъ выростаніи, которое замѣтно въ слѣдующей стадіи развитія, но которое идетъ очень медленно, сравнительно съ ростомъ остальныхъ частей лабиринта.

*Образованіе полукружныхъ каналовъ*, или лучше сказать отдѣленіе ихъ зачатковъ отъ общаго зачатка лабиринта, происходитъ къ концу второй недѣли развитія, когда въ головныхъ пластинкахъ вачинается уже образованіе хрящей черепа. Я обратилъ особенное вниманіе на эту часть кожного лабиринта, такъ какъ она изслѣдована менѣе всѣхъ прочихъ частей. Единственныя точныя указанія на способъ образованія полукружныхъ каналовъ встрѣчаются у *Келликера*<sup>(2)</sup>. Я имѣю въ виду только процессъ отдѣленія полукружныхъ каналовъ; зачатки же ихъ были открыты гораздо раньше *Рейссне-юмъ* и описаны въ его классическомъ сочиненіи: *De auris interna formatione. Diss. Dorpati. 1851*). По *Келликеру* по-

---

(<sup>1</sup>) *A. Boettcher. Über Entwicklung und Bau des Gehörlabirinthos, Verhandl der Kaiserl. Leopoldino—Carolinish. Acad. Bd. 35.*

(<sup>2</sup>) *Entwicklungsgeschichte* стр. 719 и 743.

полукружные каналы у зародышей быка появляются въ видѣ плоскихъ дупликатуръ, полукружной формы; обѣ пластинки, изъ которыхъ состоятъ зачатки полукружныхъ каналовъ, срастаются въ средней части зачатковъ и расширяются на свободныхъ краяхъ. Вслѣдствіе этого въ средней части зачатковъ полукружнаго канала отдѣляется отъ той части лабиринта, которая превращается въ *utricleus*, концы зачатковъ пахотятся въ соединеніи съ лабиринтомъ и, расширяясь, превращаются въ ампулы. Это описаніе составляетъ все, что извѣстно относительно развитія полукружныхъ каналовъ у млекопитающихъ и у позвоночныхъ вообще. Въ позднѣйшихъ эмбриологическихъ монографіяхъ *Бальфура* (эласмобранхін), *Гетте* (*Combinator*) мы встрѣчаемъ также очень мало фактовъ, касающихся до развитія лабиринта. *Бальфуръ* полагаетъ, что полукружные каналы у эласмобранхій образуются въ видѣ трехъ возвышеній лабиринтоваго пузыря (*Monograph on the developm. of Elasm.* стр. 189).

Мои изслѣдованія надъ развитіемъ полукружныхъ каналовъ у стерлядей въ общихъ чертахъ могутъ подтвердить описаніе Келликера. Мы видѣли выше, что полукружные каналы у стерляди являются въ видѣ полыхъ выростовъ лабиринтоваго пузыря. Отъ зачатковъ полукружныхъ каналовъ млекопитающихъ они отличаются болѣею шириною, поэтому я ихъ описываю какъ выросты, а не какъ складки лабиринтовой оболочки. Отдѣленіе ихъ отъ стѣнки лабиринта начинается въ стадіи промежуточной между В и С и идетъ довольно скоро, такъ что въ стадіи С (фиг. 150) мы встрѣчаемъ горизонтальный каналъ почти отдѣлившимся отъ лабиринта. Процессъ отдѣленія совершенно понятенъ при сравненіи фиг. 149 и 150. На фиг. 150 горизонтальный полукружный каналъ представляетъ значительное расширеніе лабиринтоваго пузыря, связанное съ полостью послѣдней

посредством тонкаго канала, въ которомъ обѣ стѣнки тѣсно сближены между собою. Разрѣзъ прошелъ какъ разъ по срединѣ лабиринта (срав. фиг. 151), задѣвъ recessus, улитковый каналъ и одинъ изъ вертикальных полукружныхъ каналовъ. На разрѣзахъ, взятыхъ ближе къ крайнѣ лабиринта, можно видѣть, что горизонтальный полукружный каналъ не отдѣленъ пережимомъ отъ смежныхъ съ нимъ вертикальных полукружныхъ каналовъ (передняго и задняго). Продольные разрѣзы черезъ голову въ описываемой и въ позднѣйшихъ стадіяхъ развитія могутъ служить контрольными объектами для описаннаго поперечнаго разрѣза лабиринта. На такихъ разрѣзахъ можно видѣть, кромѣ того, положеніе и размѣры пережима отдѣляющаго горизонтальный полукружный каналъ отъ лабиринта, а также убѣдиться въ томъ, что весь полукружный каналъ въ этихъ стадіяхъ развитія представляетъ одинаковую толщину, слѣдовательно что импульсы образуются не одновременно съ отдѣленіемъ полукружнаго канала, какъ это слѣдуетъ изъ описанія Келлиера для млекопитающихъ животныхъ. Фиг. 151 представляетъ почти цѣльный лабиринтъ трехведѣльной стерляди съ внутренней стороны полукружныхъ каналовъ, вслѣдствіе чего viticulus, sacculus и улитка, находящіяся на внутренней сторонѣ, не видны. Recessus labyrinthi (Rl) виденъ, такъ какъ онъ закрытъ только прозрачными полукружными каналами. Отдѣленіе вертикальных каналовъ (фиг. 151 Csm a и Csm p) отъ лабиринта здѣсь не можетъ быть видимо, такъ какъ оно происходитъ въ плоскости разрѣза на внутреннемъ краѣ этихъ полукружныхъ каналовъ. Горизонтальный же каналъ представляетъ чрезвычайно инструктивную форму для рѣшенія вопроса о способѣ его отдѣленія (фиг. 151 Csm ch) и притомъ до такой степени доказательную, что мы можемъ ограничиться краткимъ описаніемъ. На внутренней стѣнкѣ

его видно очень ясно сроспаніе обѣихъ пластинокъ, проходящее параллельно продольной оси этого полукружнаго канала. Это сроспаніе въ стадіи D, къ которой относится рисунокъ, уже окончилось и слѣдъ его является въ видѣ прямой спайки (фиг. 151 F), лежащей въ средней части канала. Отверстіе канала не имѣетъ круглой формы, какъ въ послѣдствіе, но удлиняется къ линіи сроспанія обѣихъ пластинокъ первичнаго зачатка этого канала,

Описанные два препарата (фиг. 150 и 151) доказываютъ весьма убѣдительно, что процессъ образованія полукружныхъ каналовъ совершается у стерлядей такъ, какъ описываетъ его Келликеръ для млекопитающихъ. Фиг. 150 и 151 могутъ пополнить собою недостатокъ рисунковъ къ Келликовскому описанію, который дѣлаетъ самое описаніе не настолько доказательнымъ, какъ это было бы желательно. Познакомившись съ самымъ фактомъ, намъ надо разсмотрѣть условія и причину отдѣленія полукружныхъ каналовъ. Разъясненіе эмбриональныхъ процессовъ относительно, обусловливающихъ ихъ, механическихъ причинъ представляетъ обыкновенно большія затрудненія, которыя усложняются и мѣръ усложненія самыхъ процессовъ. Въ нашемъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ органомъ довольно простой конструкции состоящимъ только изъ одного слоя кѣлокъ и развивающимся въ массѣ головныхъ пластинокъ, которыя въ свою очередь представляютъ довольно несложную ткань. Поэтому и условія для различныхъ измѣненій этого органа также и должны быть особенно сложными. Эти условія могутъ заключаться или въ самомъ органѣ, или въ частяхъ, его окружающихъ. Разсматривая положеніе слуховаго лабиринта въ различныхъ стадіяхъ его развитія, мы видимъ, что всегда онъ со всѣхъ сторонъ плотно окруженъ массою головныхъ пластинокъ, которыя образуютъ какъ бы футляръ, въ кото-



ромъ вложенъ слуховой органъ, со всѣми его расширеніями и зачатками отдѣльныхъ частей. Съ измѣненіемъ формы лабиринта, измѣняется форма головныхъ пластинокъ, окружающихъ его. Изъ этого соотвѣтствія въ формѣ обѣихъ этихъ частей ясно, что измѣненіе формы одной, должно происходить или подъ вліяніемъ сосѣдней части, или же вліять на форму послѣдней т. е. что, или головныя пластинки вліяютъ на форму лабиринта, или обратно лабиринтъ на форму головныхъ пластинокъ. Вопросъ мнѣ кажется рѣшается легко, если мы обратимъ вниманіе на плотность головныхъ пластинокъ сравнительно съ лабиринтомъ. Головныя пластинки представляютъ клѣтчатую ткань которая конечно значительно превышаетъ плотность стѣнокъ лабиринта, состоящихъ только изъ одного слоя клѣтокъ, а слѣдовательно, при измѣненіяхъ лабиринта, ткань головныхъ пластинокъ должна играть активную роль и представлять такимъ образомъ главнаго дѣателя, обуславливающаго измѣненіями своей формы измѣненіе формы лабиринта. Головныя пластинки вліяютъ на форму лабиринта и ведутъ къ образованію зачатковъ различныхъ его органовъ, вслѣдствіе различнаго роста ихъ въ различныхъ направленіяхъ, образованія отростковъ, которыя давятъ на стѣнки лабиринта и придаютъ ему извѣстную опредѣленную форму. Для уясненія этого рассмотримъ условія отдѣленія полукружныхъ каналовъ и преимущественно горизонтальнаго, такъ какъ развитіе его легче прослѣдить на разрѣзахъ. Развитіе его начинается собственно въ стадіи В, гдѣ внѣшняя стѣнка лабиринта нѣсколько вдавливается, и это вдавленіе представляетъ границу между горизонтальнымъ и вертикальнымъ каналами. Этому вдавленію (фиг. 148) соотвѣтствуетъ мѣстное утолщеніе головныхъ пластинокъ (Кро), которое по своей формѣ совершенно отвѣчаетъ вдавленію. Это утолщеніе (Кро

149) увеличивается и обуславливает собою увеличение пересечения между вертикальными и горизонтальными каналами (фиг. 149). Соответственно утолщению головных пластинок, давящих на спинную стѣнку лабиринта, образуется утолщение снизу, давящее на брюшную стѣнку (фиг. 150). Оба эти утолщения сдавливают каждый лабиринтъ между зачаткомъ полукружнаго канала и будущимъ *utricle* и наконецъ отжимаютъ среднюю часть полукружнаго канала отъ лабиринтоваго пузыря, превращая зачатокъ его въ форму канала.

Продольные разрѣзы черезъ голову зародыша даютъ очень хорошее понятіе о формѣ утолщенія головныхъ пластинокъ по отношенію къ полукружнымъ каналамъ. Комбинируя ихъ съ поперечными разрѣзами, можно составить себѣ довольно ясное понятіе о способѣ отдѣленія вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ. На продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 151 Кро) это утолщеніе имѣетъ форму треугольника, основаніемъ лежащаго на горизонтальномъ каналѣ, а вершучкою между обоими вертикальными. На поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 150 Кро) видно, что это утолщеніе вдаётся наискось внутрь и книзу между вертикальнымъ и горизонтальнымъ каналомъ. Далѣе кверху (къ спинной сторонѣ) головныя пластинки становятся тоньше и на мѣстѣ соединенія обоихъ вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ и впаденія ихъ въ *utricle* достигаютъ наименьшей толщины. Вертикальные каналы, въ мѣстѣ впаденія ихъ въ *utricle* отдѣляются тонкой перегородкой отъ головныхъ пластинокъ. Изъ этого слѣдуетъ что наибольшее утолщеніе головныхъ пластинокъ соответствуетъ срединѣ лабиринта, и именно среднимъ частямъ полукружныхъ каналовъ гдѣ происходитъ отдѣленіе послѣднихъ отъ лабиринта. Отсюда это утолщеніе направляется внизъ и въ стороны. Внизу оно отдѣляетъ го-

горизонтальный каналъ, по сторонамъ—среднія части вертикальныхъ каналовъ. На разрѣзахъ, проведенныхъ по срединѣ лабиринта, черезъ recessus, отдѣленіе вертикальныхъ каналовъ не можетъ быть видимо, такъ какъ разрѣзъ проходитъ какъ разъ черезъ мѣсто впаденія вертикальнаго канала въ лабиринтъ, на боковыхъ же разрѣзахъ <sup>(1)</sup> вертикальные каналы являются обособленными.

Съ образованіемъ полукружныхъ каналовъ обособляется часть лабиринта, въ которую они открываются. Эта часть составляетъ *utricleus*. Границы его, нерѣзкія въ первыхъ стадіяхъ развитія, въ стадіи С (фиг. 150) становятся рѣзже вслѣдствіе того, что возвышеніе лабиринта, описанное нами выше подъ именемъ *sacculus rotundus*, отдѣляется теперь отъ *utricleus* довольно глубокимъ пережимомъ (фиг. 150). Такимъ образомъ въ этой стадіи развитія совершенно ясно обособляются двѣ главныя центральныя части лабиринта: *utricleus* и *sacculus* (фиг. 150 Ut и Scl). Первая находится въ непосредственномъ сообщеніи съ полукружными каналами, вторая—съ *canalis cochlearis*. Обѣ онѣ соприкасаются другъ съ другомъ широкимъ отверстіемъ, находящимся въ мѣстѣ соответствующемъ пережиму, вверху *sacculus*.

*Гистологическія измѣненія стѣнокъ лабиринта.* Лабиринтъ, въ продолженіи всего описываемаго періода развитія, состоитъ изъ одного слоя эпителиальныхъ клѣтокъ. Въ некоторыхъ мѣстахъ полукружныхъ каналовъ, въ позднія стадіи развитія, находятся утолщенія эпителиальной стѣнки лабиринта, составляющія зачатокъ *cristae acusticae*. Вѣро-

---

<sup>(1)</sup> Чтобы не увеличивать число рисунковъ я не привожу боковыхъ разрѣзовъ, такъ какъ способъ развитія полукружныхъ каналовъ, одинаковый для всѣхъ, выясняется рисунками представляющими развитіе горизонтальнаго канала.

ятно такія же утолщенія паходзяць і въ стѣнкахъ *sacculus* и *canalis cochlearis*, но онѣ не были мною изслѣдованы.

Выше мы видѣли, что верхняя часть стѣнки слуховаго пузырька, уже въ моментъ отдѣленія его отъ экзодерма, тоньше, чѣмъ нижняя, вслѣдствіе того что первая состоитъ изъ плоскихъ клѣтокъ, а послѣдняя изъ цилиндрическихъ. Съ теченіемъ времени толщина стѣнокъ въ различныхъ мѣстахъ весьма сильно мѣняется, и у трехмѣсячной стерляди мы встрѣчаемъ уже не общія утолщенія стѣнокъ, а мѣстныя, являющіяся по преимуществу зачатками воспринимающихъ аппаратовъ органа слуха съ ихъ нервными окончаніями. Съ появленіемъ *canalis cochlearis*, внутренняя стѣнка (обращенная къ *gangl. acusticus*) этого канала начинаетъ утолщаться въ стадіи С гораздо толще наружной. Во время образованія зачатка горизонтальнаго полукружнаго канала, нижняя стѣнка его состоитъ изъ утолщенной части слуховаго пузыря. Въ дальнѣйшихъ стадіяхъ развитія это утолщеніе исчезаетъ; клѣтки сплющиваются и принимаютъ форму плоскаго эпителія, какъ и въ остальныхъ частяхъ полукружныхъ каналовъ. Какъ остатки утолщенныхъ частей стѣнокъ остаются только мѣстныя утолщенія, составляющія *cristae acusticae*, который мы и рассмотримъ.

*Cristae acusticae* появляются на нижней части вертикальныхъ каналовъ и на нижней стѣнкѣ горизонтальнаго канала въ то время когда еще не существуетъ и зачатковъ ампулъ. Поэтому ампулы должны быть рассматриваемы какъ позднѣйшія образованія происходящія вслѣдствіе мѣстныхъ расширеній стѣнокъ полукружныхъ каналовъ.

Довольно хорошій способъ изслѣдованія *cristae acusticae* представляетъ обработка цѣльныхъ стерлядей осміевою кислотой и затѣмъ окрашивание поперечныхъ разрѣзовъ гематоксилиномъ. Одинъ изъ такихъ разрѣзовъ представлень

на фиг. 152. Разрѣзъ проведенъ, черевъ нижнюю стѣнку вертикальнаго полукружнаго канала, какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ къ *crista acustica* подходитъ слуховой нервъ (фиг. 152 Nac). Боковая стѣнка полукружнаго канала состоитъ, какъ видно на рисункѣ, изъ одного слоя плоскихъ эпителиальныхъ вѣтвѣтокъ. Переходя къ концу въ *crista acustica*, этотъ эпителий утолщается, вслѣдствіе того, что вѣтви его становятся цилиндрическими, но на мѣстѣ перехода т. е. на краю *cristae*, по прежнему располагаются въ одинъ слой. Дале въ центрѣ *crista*, однослойный эпителий переходитъ въ двуслойный (фиг. 152, 1 и 2). Верхній слой вѣтвѣтокъ *cristae* состоитъ изъ цилиндрическихъ вѣтвѣтокъ, закругленныхъ въ нижней части и ованивающихся совершенно плоскою верхушкою. Весь этотъ слой ограниченъ снаружи тонкою кубкулярною оболочкою, составляющею *membrana limitans*, которая простирается, какъ вѣдѣется, до краевъ *cristae* и не распространяется на плоскій эпителий полукружнаго канала. Нижній слой (фиг. 152, 2) состоитъ изъ овальныхъ вѣтвѣтокъ, сближенныхъ весьма тѣсно другъ съ другомъ и ованивающихся отчасти между нижними концами вѣтвѣтокъ верхняго слоя.

Изслѣдованіе окончаній нерва на такихъ, не вполне развитыхъ, *cristae* чрезвычайно затруднительно. Изоляція элементовъ, механическимъ путемъ, почти что невозможна; по этому мнѣ приходилось, для изслѣдованія гистологическаго строенія, пользоваться тонкими разрѣзами, на которыхъ иногда вѣтки сами собою раздвигаются и представляютъ, хотя не совсѣмъ удовлетворительные, но довольно сносные препараты; на нихъ можно прослѣдить, если не связь элементовъ съ нервами, то во всякомъ случаѣ ходъ нервнаго волокна. Нервные волокна, изъ которыхъ состоитъ акустическій нервъ, въ этой стадіи развитія (фиг. 150)

еще значительно отличаются отъ дефинитивныхъ волокопецъ. Онѣ представляютъ тонкія вити съ веретенообразными утолщеніями по срединѣ. Въ этихъ утолщеніяхъ находятся ядра и ядрышки и, такъ какъ утолщенія представляютъ и по окраскѣ, и по формѣ совершенную тождественность съ гангліозными клѣтками, то волокна являются только какъ нитевидныя удлинненія гангліозной клѣтки съ одной стороны къ центру (ганглію), съ другой къ концевому аппарату (*crista*). Я долженъ замѣтить что *N. acusticus* представляетъ наиболѣе удобный объектъ для изслѣдованія развитія нервныхъ волокопецъ, по крайней мѣрѣ въ этой стадіи развитія. Гангліозныя утолщенія (клѣтки) лежатъ въ различныхъ волоконцахъ на различномъ разстояніи отъ центральнаго конца; я не могу сказать опредѣленно, находится ли на волоконцѣ одно или нѣсколько такихъ утолщеній, такъ какъ волоконца обыкновенно лежатъ довольно скучено и закрываются другъ другомъ. Въ *crista acustica* входятъ только тонкіе концы нервныхъ волоконъ. Они проходятъ черезъ нижній слой клѣтокъ и я могъ ихъ прослѣдить до верхняго (фиг. 152), гдѣ они подходятъ къ клѣткамъ и, какъ мнѣ кажется, соединяются съ основною закругленною частью послѣднихъ. На препаратахъ, на которыхъ верхнія клѣтки раздвинуты, мнѣ нѣсколько разъ попадались такія клѣтки, гдѣ эта связь была, казалась довольно явственна. На нѣкоторыхъ препаратахъ, хорошо сохранныхъ, въ позднихъ стадіяхъ развитія видны короткіе волоски, идущіе отъ клѣтокъ наружнаго слоя.

Во время позднихъ стадій развитія (С, D) въ полукружныхъ каналахъ появляются *отолиты*. Они имѣютъ форму шарообразныхъ тѣлецъ съ концентрическимъ сложеніемъ. Отъ центра отолита отходятъ тонкія радіальныя струйки къ периферіи его.

### 3. ОРГАНЪ ОБОНЯНІЯ.

Во время эмбриональнаго развитія органъ обонянiя представляетъ двѣ плоскія ямки, лежащія на переднемъ концѣ тѣла зародыша (фиг. 84). Къ концу эмбриональнаго періода развитія обонятельныя ямки раздвигаются, образуящимися впереди ихъ и между ними, предротовыми буграми. Вслѣдствіе этого обонятельныя ямки принимаютъ болѣе боковое положеніе, хотя находятся все таки на переднемъ концѣ тѣла. Впослѣдствіи, когда передняя часть головы удлиняется и заостряется, органы обонянiя переходятъ на спинную сторону головы и принимаютъ такимъ образомъ свое дефинитивное положеніе. Форма обонятельныхъ ямокъ сначала овальная; въ довольно раннюю стадію развитія (между А и В) на днѣ ихъ образуется отростокъ, который, по мѣрѣ развитія стерляди, упрощается и раздѣляетъ полость ямокъ на двѣ части, сообщающіеся между собою по срединѣ (фиг. 87, 89). Это раздѣленіе провизорно. Въ болѣе позднія стадіи развитія (у трехнедѣльной стерляди) перегородка становится ниже (фиг. 137) а у трехмѣсячной стерляди она незамѣтна. Въ мѣнѣе ея, на днѣ обонятельныхъ ямокъ образуются радиально расположенныя вертикальныя перегородки, одѣтыя снаружи складками обонятельнаго эпителия и встрѣчающіяся, какъ извѣстно, и у взрослыхъ стерлядей. Я думаю, что, первоначально образующаяся, перегородка представляетъ также ничто иное, какъ одну изъ первыхъ появляющихся перегородокъ служащихъ впослѣдствіи для увеличенія поверхности обонятельнаго органа. Кромѣ этихъ измѣненій формы обонятельныхъ ямокъ, касающихся два ихъ, въ позднія стадіи развитія происходятъ измѣненія краевъ, ведущія въ концѣ концовъ къ раздѣленію каждаго отверстія ямки на два. Это раздѣленіе совершается очень просто. Обонятельная ямка

удлиняется, становится уже вслѣдствіе чего края ея нѣсколько сближаются (фиг. 91 Olf). Посредніе отверстія ямки края ея даютъ другъ къ другу отростки. Въ стадіи С—D эти отростки еще не сходятся и нераздѣляютъ отверстія на двѣ части, но безъ сомнѣнія срастаніе ихъ въ болѣе позднія стадіи обуславливаетъ раздѣленіе каждой поздри на двѣ части.

Обонятельные органы по своему происхожденію значительно отличаются отъ другихъ органовъ чувствъ (или частей этихъ органовъ), образующихся изъ экзодерма: слуховаго органа и линзы, такъ какъ въ образованіи обонятельныхъ ямокъ принимаютъ участіе оба слоя экзодерма. тогда, какъ слуховые пузырьки и линза образуются только изъ нижняго слоя этого зародышеваго листа. На днѣ обонятельной ямки оба слоя ея утолщаются и въ стадіи В представляютъ слѣдующее строеніе: Верхній слой состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ (фиг. 120 Evlf) съ закругленнымъ и нѣсколько заостряющимся нижнимъ концомъ. Клѣтки различной величины, и нѣкоторыя изъ нихъ проходятъ черезъ всю толщу обонятельной оболочки, дѣлаются тоньше по срединѣ и расширяются къ основанію; такія клѣтки верхняго слоя попадаютъ однако довольно рѣдко. Между клѣтками нижняго слоя можно различать двѣ формы. Однѣ изъ нихъ коротки, почти цилиндрической формы и заострены кверху: по направленію къ верхнему слою обонятельной оболочки; другія имѣютъ веретенообразную форму и тонкимъ своимъ концомъ проходятъ вверхъ, къ верхнему слою, и ложатся въ промежуткахъ между цилиндрическими клѣтками этого слоя. Первыя изъ этихъ клѣтокъ составляютъ основныя клѣтки; во вторыхъ легко узнать нитевидныя клѣтки, которыя по всей вѣроятности и представляютъ зачатки будущихъ концевыхъ аппаратовъ обонятельнаго нерва. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось прослѣдить развитіе обонятельнаго нерва. Ни на



одномъ изъ разрѣзовъ я не видѣлъ зачатковъ его и не могу поэтому даже опредѣлить времени, когда онъ образуется.

Нѣсколько мѣсяцевъ тому назадъ *Мильнесъ Маршалъ* <sup>(1)</sup>, основываясь на своихъ изслѣдованіяхъ о развитіи обонятельнаго нерва и обонятельныхъ ямокъ у нѣкоторыхъ позвоночныхъ животныхъ (*Elastobranchiae*, курица, Аксолотль, форель и др.), пришелъ къ выводу: что обонятельныя органы суть ничто иное какъ переднія глоточныя щели и что Шнейдорова оболочка гомологична жабрамъ (loc. cit. стр. 330). Развитіе обонятельнаго органа у стерлядей представляетъ фактъ, и въ пользу этой теоріи, и противъ нея. Въ пользу этой теоріи говоритъ способъ развитія обонятельныхъ органовъ, отличный отъ развитія всѣхъ остальныхъ органовъ чувствъ, берущихъ начало изъ экзодерма. На этотъ пунктъ *Маршалемъ* было обращено мало вниманія, хотя онъ заслуживаетъ болѣе подробнаго изслѣдованія, и объектомъ для такого изслѣдованія могли бы служить тѣ позвоночныя, у которыхъ, какъ и у стерлядей, слуховой пузырекъ и линза образуются изъ одного нижняго слоя экзодерма, напр. амфибіи. Я указалъ уже выше, что органы обонянія у стерлядей, въ отличіе отъ остальныхъ органовъ чувствъ, образуются изъ обоихъ слоевъ экзодерма и въ этомъ отношеніи они вполне соотвѣтствуютъ, по своему образованію углубленіямъ экзодерма, изъ которыхъ образуются жаберныя щели. Противъ *Маршалевской* теоріи, говоритъ раннее появленіе обонятельныхъ ямокъ, сравнительно съ жабрами. Въ стадіи А (фиг. 121), когда жаберныхъ щелей еще совсѣмъ нѣтъ, а существуютъ только соотвѣтственныя имъ углубленія экзодерма, — обонятельныя ямки имѣютъ уже зна-

---

<sup>(1)</sup> *Milnes Marshall*. Morphology of the vertebrate olfactory organ *Quarterly Journ. of microscop. sci.* July 1879.

чительные размеры, чего у других исследованных *Маршалемъ* позвоночныхъ не бываетъ. Наконецъ, существеннымъ отличіемъ обонятельныхъ ямокъ отъ жаберныхъ щелей служитъ то, что образованію жаберныхъ щелей предшествуетъ появленіе мѣшкообразныхъ выростовъ глоточной полости (жаберные мѣшки), тогда какъ противъ обонятельныхъ ямокъ ихъ не образуется. На этомъ основаніи, оставаясь нейтральнымъ относительно теоріи *Маршала*, я думаю, что она требуетъ для своего подтвержденія болѣе обстоятельнаго исследования метамеріи головы у различныхъ высшихъ и низшихъ позвоночныхъ животныхъ.

#### 4. С Л И З И С Т Ы Я С У М К И.

О развитіи слизистыхъ сумокъ я могу сказать немного. Онѣ образуются только къ концу третьей недѣли, т. е. около того періода, когда исчезаетъ желтокъ въ пищеварительномъ каналѣ, которымъ періодомъ заканчиваются мои исследования. Поэтому я могу сообщить только о началѣ образованія этихъ интересныхъ органовъ.

Слизистыя сумки образуются изъ верхняго зародышеваго листа и сходны съ другими органами чувствъ въ томъ отношеніи, что въ образованіи ихъ принимаетъ участіе только нижній слой этого листа. Въ стадіи, промежуточной между С и D, на головѣ стерляди можно уже снаружи (подъ микроскопомъ) замѣтить маленькія ямочки, которыя, на продольныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ, оказываются зачатками слизистыхъ ямокъ. Онѣ появляются разомъ на всей головѣ и отстоятъ другъ отъ друга на очень незначительныхъ расстояніяхъ. Исслѣдованіе поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ, показываетъ, что ямочки образуются вслѣдствіе углубленія нижняго слоя экзодер-

на. Эти углубленія въ головѣ очень неглубоки, состоятъ изъ цилиндрическихъ вѣтокъ и наполнены однороднымъ веществомъ (вѣроятно въ живомъ состояніи жидкостью), окрашивающимся также въ блѣдносиній цвѣтъ. На усиьзхъ, гдѣ слизистыя сумки у взрослой стерляди чрезвычайно сильно развиты, въ этой стадіи развитія находятся также болѣе глубокия и болѣе многочисленныя сумки, по своей структурѣ не отличающіеся однако ничѣмъ отъ сумокъ головы.

---

## Г Л А В А X.

### РАЗВИТІЕ ВНУТРЕННЯГО СКЕЛЕТА.

Въ образованіи внутренняго скелета принимаютъ участіе слѣдующія части: 1) *chorda dorsalis* 2) скелетородный слой и соотвѣтственныя ему головныя пластинки 3) висцеральныя дуги, которыя, дифференцируясь на различныя образованія (мышцы кровеносныя сосуды), даютъ также начало скелету жаберныхъ дугъ и челюстей и наконецъ 4) мезодермъ переднихъ и заднихъ парныхъ плавниковъ, принимающій участіе въ образованіи ихъ скелета (скелеть переднихъ и заднихъ оконечностей). Такъ какъ *chorda dorsalis* образуется у стерлядей изъ средняго зародышеваго листа, а относительно мезодермальнаго происхожденія остальныхъ частей скелета не можетъ быть никакого сомнѣнія, то мы можемъ сказать, что весь внутренній скелеть стерляди образуется исключительно на счетъ мезодерма.

## 1. C H O R D A D O R S A L I S.

Въ эмбриональномъ развитіи *chordae dorsalis* слѣдуетъ отмѣтить два существенныхъ явленія: 1) сплющиваніе кѣтокъ ея зачатка въ продольномъ направленіи и 2) образованіе вакуоль, которыя сливаются вмѣстѣ и, наполняя кѣтку, мало по малу оттѣсняютъ протоплазму ея къ периферіи<sup>(1)</sup>. Вслѣдствіе этого, уже во время эмбриональнаго развитія ткань хорды состоитъ какъ бы изъ перекладинъ (остатки протоплазмы первичныхъ кѣтокъ хорды), между которыми находится полужидкое, неокрашивающееся однородное вещество (см. фиг. 62 и 63 ч. 1). Оба указанныя сейчасъ измѣненія развивающейся хорды имѣютъ значительный морфологическій интересъ по сравненію съ развитіемъ хермъ другихъ животныхъ. Сплющиванье ея кѣтокъ въ продольномъ направленіи ведетъ къ такой формѣ хорды, которая совершенно соотвѣтствуетъ хордѣ амфиокса. Такъ называемые поперечные кружки хорды амфиокса соотвѣтствуютъ сплюснутымъ кѣткамъ эмбриональной хорды стерлядей. Образованіе вакуоль въ кѣткахъ хорды представляетъ начало definitivaго развитія этого органа, переходъ отъ амфиоксообразной хорды къ definitivaной, въ которой клетчатые элементы превращаются въ перекладинны, раздѣленные другъ отъ друга прозрачнымъ однороднымъ веществомъ. Въ взросломъ состояніи хорда состоитъ изъ двухъ частей: 1) изъ центрального студенистаго вещества и 2) изъ оболочки, въ которой также можно различать два слоя: внут-

---

(1) У позвоночныхъ рыбъ можно различать тѣже два момента при развитіи хорды (см. Götte Beiträge zur vergl. Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere Archiv. f. micr. Anatomie Bd. XV стр. 443 и Entw. der Unke стр. 415).

ревей волокнистый и наружный однородный—*tunica elastica externa* (Лейдигъ) <sup>(1)</sup>. У только что вылупившейся стерляди хорда состоитъ только изъ одного студенистаго вещества, не имѣетъ еще оболочекъ, изъ которыхъ волокнистая образуется только послѣ исчезанія желтка въ пищеварительномъ каналѣ, эластическая же начинаетъ развиваться гораздо раньше. Развитие волокнистой оболочки я не могъ изслѣдовать, за неимѣніемъ матеріала, и опишу здѣсь только развитие эластичной оболочки и измѣненія студенистаго вещества хорды, которыя происходятъ въ первые три недѣли пост-эмбриональнаго развитія.

Студенистое вещество хорды у вылупившейся стерляди состоитъ, какъ и у взрослой, изъ перекладинъ, между которыми скопляется прозрачное вещество. Въ этомъ отношеніи я вполне могу подтвердить изслѣдованія Гётте <sup>(2)</sup>, въ противоположность Лейдигу, полагающему что студенистое вещество состоитъ изъ большихъ прозрачныхъ клѣтокъ <sup>(3)</sup>. Разница въ строеніи хорды вылупившейся стерляди и взрослой состоитъ въ томъ, что у вылупившейся, перекладины состоятъ изъ нѣжной протоплазмической массы, тогда какъ у взрослой онѣ болѣе тверды и не представляютъ сходства съ протоплазмой. Изученіе раннихъ стадій развитія студенистаго вещества чрезвычайно важно, для уясненія природы перекладинъ. Изъ исторіи развитія хорды ясно, что перекладины составляютъ остатки протоплазмы первичныхъ хордальныхъ клѣтокъ. Во время первой

---

<sup>(1)</sup> *Leydig*. Anatom. histolog. Untersuchungen über Fische u. Reptilien 1853 стр. 3 и 4.

<sup>(2)</sup> *Götte*. Beiträge zur vergl. Morph. des Skeletsystem (Arch. f. micr. An. Bd. XV).

<sup>(3)</sup> *loc. cit.* стр. 4.

недѣли пост-эмбриональнаго развитія (стадіи А—В) клѣтки хорды сохраняютъ еще тотъ характеръ, который онѣ имѣли у зародышей. Онѣ скопляются главнымъ образомъ по краямъ поперечнаго разрѣза (фиг. 102 Ch); здѣсь онѣ расширены, имѣютъ большею частью трехъугольную форму и вытягиваются въ отростокъ, который направляется къ центру, для соединенія съ такими же отростками другихъ клѣтокъ. Эти отростки и составляютъ зачатки будущихъ перекладинъ. Въ центральной части хорды также еще находятся клѣтки, которыя лежатъ въ мѣстахъ сліянія отростковъ; но ихъ гораздо меньше, чѣмъ на периферіи. Периферическія клѣтки дѣлятся, какъ это видно на одной изъ клѣтокъ рисунка. *Гетте* <sup>(1)</sup> рисуетъ примѣрно такую же стадію развитія хорды, какъ сейчасъ описана (фиг. 7 и 8 lss. cit.) изъ стерляди 1 $\frac{1}{2}$  См. длины, но рисуетъ также оболочку вокругъ хорды. Въ описываемой стадіи развитія оболочки не существуетъ; въ стадіи же болѣе поздней, когда образуется оболочка (фиг. 103 Chsch), характеръ перекладинъ измѣняется на столько, что онѣ не похожи уже на тѣ, которыя нарисованы у Гетте. Въ этой послѣдней стадіи развитія, промежуточной между В и С, вся внутренняя часть хорды состоитъ изъ рѣзко очерченныхъ перекладинъ, похожихъ уже на definitiva. Клѣтокъ между ними встрѣчается чрезвычайно мало и онѣ большею частью находятся на периферіи или возлѣ периферіи поперечнаго разрѣза. Въ центральной части промежутки между перекладинами больше, чѣмъ въ периферической. На периферіи разрѣза скопляется слой протоплазмическихъ клѣтокъ, не заключающихъ совершенно вакуоль; этотъ слой Гетте называетъ протоплаз-

---

(<sup>1</sup>) Arch. für microsc. Anatomie Bd. XV стр. 443.

ическимъ корковымъ слоемъ. Въ описываемой стадіи развитія онъ гораздо больше обособленъ, чѣмъ въ предыдущей и въ той, которую рисуетъ Гетте. Клѣтки этого слоя плоски и снабжены ядрами; границы между ними видны не явственно (на рисункѣ эти ядра видны не ясно, такъ какъ рисунокъ сдѣланъ изъ препарата окрашеннаго одной только осміевою кислотой). Сравнивая эту стадію развитія съ предыдущей, можно убѣдиться, что корковый протоплазмическій слой происходитъ изъ периферическихъ клѣтокъ предыдущей стадіи развитія. Отношеніе перекладинъ къ периферическому слою въ этой стадіи остается тоже, что и въ предыдущей, ~~ихъ~~ форма соединенія ихъ съ клѣтками периферическаго слоя нѣсколько иная. Перекладки, подходя къ клѣткамъ, расширяются весьма мало и не составляютъ такого непосредственнаго продолженія периферическихъ клѣтокъ, какъ это было въ предыдущей стадіи развитія, такъ какъ клѣтки въ этой стадіи развитія теряютъ свою треугольную форму, сплюсываются и составляютъ непрерывный и болѣе обособленный слой.

Протоплазмическій корковый слой имѣетъ весьма важное значеніе для хорды. Онъ представляетъ зачатокъ периферическаго клѣточного слоя ея, который, по расположенію своихъ клѣтокъ, можетъ быть названъ *эпителиальнымъ*. Такъ какъ въ хордѣ взрослыхъ стерлядей ячеистыя элементы являются почти исключительно въ видѣ этого эпителиальнаго слоя, въ центрѣ хорды ихъ почти нѣтъ), то значеніе эпителиальнаго слоя для жизнедѣятельности хорды имѣетъ чрезвычайно важное значеніе. *Гетте* <sup>(1)</sup> совершенно справедливо приписываетъ этому слою существенную роль при выростаніи хорды

---

(1) *loc. cit.* стр. 444.

и считаетъ его главнымъ участникомъ при образованіи новыхъ перекладинъ на периферіи хорды. Я думаю, что кромѣ этой роли, периферическій слой принимаетъ дѣятельное участіе въ образованіи волокнистой оболочки хорды. Ниже я приведу доводы въ пользу этого предположенія.

Въ описываемой стадіи развитія (фиг. 103) вокругъ хорды образуется тонкая безструктурная оболочка. По своему положенію относительно мезодерма, она соответствуетъ эластической оболочкѣ хорды. Толщина ея равняется примѣрно толщинѣ эпителиальнаго слоя. Она совершенно однородна и плотно прилегаетъ къ мезодерму (скелетородному слою) (фиг. 103 Chsch). На поперечныхъ разрѣзахъ, въ большинствѣ случаевъ, хорда отдѣлена отъ эластической оболочки довольно яснымъ промежуткомъ, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ хорда совсѣмъ выпадаетъ изъ разрѣза; оболочка же, лежащая вокругъ нея, всегда остается въ связи съ мезодермомъ. Я не думаю конечно, чтобы промежутокъ между эластическою оболочкою и хордою составлять нормальное явленіе, — онъ является весьма вѣроятно вслѣдствіе сжатія хорды въ спирту, но отдѣленіе хорды отъ оболочки указываетъ на недостаточную связь обѣихъ этихъ образований. Съ другой стороны тѣсная связь эластической оболочки съ скелетороднымъ слоемъ, связь, которая не нарушается и вслѣдствіи, когда въ скелетородномъ слое образуются хрящевыя дуги, говоритъ въ пользу генетической связи между мезодермомъ и *tunica elastica externa*. Эластическая оболочка есть несомнѣнно кутикулярное образованіе; въ пользу этого говоритъ ея структура. Какъ кутикулярное выдѣленіе, она можетъ происходить изъ клетокъ хорды, или изъ клетокъ мезодерма. Въ пользу перваго предположенія фактовъ не существуетъ; напротивъ трудно себѣ представить кутикулярную оболочку, которая



бы послѣ своего образованія потеряла бы связь съ клѣтками выдѣлившими ее и росла бы на счетъ смежной ткани. Въ пользу образованія изъ скелетороднаго слоя говоритъ 1) указанная выше связь эластической оболочки съ этимъ слоемъ и 2) существованіе въ предыдущей стадіи (фиг. 102) и даже въ эмбриональныхъ стадіяхъ развитія, тонкой кутікулярной оболочки, ограничивающей полость скелетороднаго слоя, въ которой лежитъ хорда. Эта пограничная оболочка очень тонка, но въ существованіи ея легко можно убѣдиться на такихъ разрѣзахъ, на которыхъ хорда выпала. Она также безструктурна, какъ и эластическая оболочка, и отличается отъ послѣдней только меньшей толщиной, что совершенно понятно, если мы примемъ происхожденіе эластической оболочки изъ скелетороднаго слоя.

Эпителиальный слой хорды, въ слѣдующія стадіи развитія, еще болѣе сплющивается, чѣмъ въ только что описанной. У трехнедѣльныхъ и трехмѣсячныхъ стерлядей его довольно трудно видѣть на разрѣзахъ; для этого необходимы очень тонкіе разрѣзы. На такихъ разрѣзахъ эпителий является въ видѣ тонкаго слоя маленькихъ клѣточекъ (фиг. 104 и 158 А Еsh), имѣющихъ форму цилиндровъ съ заостренными концами, въ которыхъ привѣрѣпляются перекладки хорды. Границъ между клѣтками я не видѣлъ, такъ какъ и самыя клѣтки такъ малы, что при 7-й сист. Гартн. онѣ имѣютъ величину, представленную на фиг. 158 А. Этотъ слой могъ бы быть совершенно незамѣченъ, если бы изслѣдовать хорду только въ этихъ стадіяхъ развитія, не обращаясь къ хордѣ взрослыхъ стерлядей. Только послѣ наблюденія эпителия вполне развитой хорды, можно убѣдиться въ существованіи такихъ же эпителиобразныхъ клѣтокъ у трехмѣсячныхъ и трехнедѣльныхъ стерлядей. У взрослой стерляди эпителиальный слой, сравнительно съ толщиной хорды,

также очень малъ. Онъ состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ, расширенныхъ на свободныхъ концахъ, обращенныхъ къ центру хорды, и снабженныхъ овальными ядрами. Съ свободными концами каждой клѣтки, или группы ихъ, соединяются перекладины хорды, которыя, какъ указано уже Гетте, гораздо многочисленнѣе и раздѣлены гораздо меньшими промежутками, чѣмъ въ срединѣ. На этихъ периферическихъ перекладинахъ находятся расширения съ ядрами внутри, которыя составляютъ вакуолизированныя утолщенія молодыхъ клѣтокъ хорды. Периферическія части клѣтокъ всѣ связаны между собою такъ, что образуютъ на периферіи тонкій прозрачный слой; этотъ слой вѣроятно и былъ принять *Келликеромъ* за *tunica elastica interna*, которой ни одинъ изъ позднѣйшихъ наблюдателей не видѣлъ. Связь клѣтокъ между собою видна чрезвычайно ясно, и меня удивляетъ какъ объ ней не упоминаетъ ни одинъ изъ прежнихъ наблюдателей. Особенно отчетливо видно соединеніе эпителиальныхъ клѣтокъ на оторванныхъ клѣткахъ поперечнаго разрѣза, если конечно разрѣзъ проходитъ только черезъ одинъ слой клѣтокъ; тогда можно видѣть, что каждая клѣтка въ своей основной части нѣсколько расширяется и непосредственно соединяется, безъ границъ, съ расширеніемъ смежной клѣтки.

Возвращаясь къ хордѣ трехмѣсячной стерляди, мы видимъ, что и у нея нетрудно отыскать эпителиальный слой, который и описанъ выше. У трехмѣсячныхъ стерлядей онъ толще чѣмъ у трехнедѣльныхъ, поэтому и замѣтнѣе. Перекладины хорды непосредственно соединяются на периферіи съ эпителиальнымъ слоемъ; здѣсь онѣ являются въ видѣ тонкихъ пластинокъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга маленькими промежутками. По направленію къ центру, промежутки становятся все больше и больше; въ самомъ центрѣ, у трех-

мѣсячной стерляди, можно замѣтить темное пятно неправильной формы, въ которому сходятся отъ периферіи перекладины. При ближайшемъ изслѣдованіи это пятно оказывается состоящимъ изъ, слипшихся между собою, нѣсколькихъ перекладинъ. Это центральное уплотненіе ткани хорды извѣстно уже давно, подъ именемъ поперечной или вертикальной связки хорды у взрослыхъ осетровыхъ рыбъ. *Молэнг* описалъ въ центрѣ его каналъ, который проходитъ у стерляди черезъ всю хорду <sup>(1)</sup> *Лейдингъ* <sup>(2)</sup> отрицаетъ существованіе этого канала и считаетъ его за искусственное образованіе, происходящее вслѣдствіе дѣйствія спирта. У трехмѣсячныхъ стерлядей я этого канала не видѣлъ. Онъ видѣнъ однако отлично у взрослыхъ стерлядей, оплотневшихъ въ хромовой кислотѣ и спирту. Границы его до такой степени рѣзки, что едва ли можно его принять за продуктъ дѣйствія спирта. На разрѣзахъ этотъ каналъ имѣетъ форму поперечной щели, ограниченной сжатыми и тѣсно соединенными другъ съ другомъ перекладинами. *Гетте* <sup>(3)</sup> совершенно справедливо замѣчаетъ, что центральная связка хорды происходитъ вслѣдствіе сдавливанія старыхъ и отжившихъ центральныхъ перекладинъ хорды молодыми, периферическими перекладинами. На хордѣ взрослыхъ стерлядей можно очень легко прослѣдить процессъ образованія связки и убѣдиться въ справедливости мнѣнія *Гетте*. Центральная часть связки, ограничивающая непосредственно центральный каналъ хорды, состоитъ изъ тѣсно сближенныхъ, какъ бы спрессованныхъ перекладинъ; по мѣрѣ удаленія отъ центра, между перекладинами являются промежутки, и наконецъ у са-

---

<sup>(1)</sup> Sitzungsber. des mat.-naturwiss. Classe der Wiener. Academie Bd. VII.

<sup>(2)</sup> Anat. hyst. Untersuch. der Fische u. Reptilien.

<sup>(3)</sup> loc. cit. стр. 444.

мага края связки встрѣчаются уже полости различной величины, ограниченные перекладами.

Образованіе волокнистой оболочки хорды я не могъ прослѣдить, такъ какъ она появляется послѣ трехъ первыхъ педѣль развитія, а у трехмѣсячной стерляди уже довольно сильно развита (фиг. 158 и 158 А, Chs). Я сообщу только нѣкоторые факты, касающіеся ея структуры, которыя нѣсколько разъясняютъ ея происхожденіе. Волокнистая оболочка состоитъ изъ массы переплетенныхъ между собою волоконцевъ, направленіе которыхъ въ различныхъ частяхъ ея различно. Въ наружной части однѣ волокна проходятъ въ радіальномъ направленіи, другія параллельно поверхности. Внутренняя же часть волокнистой оболочки состоитъ исключительно изъ блѣдныхъ волоконцевъ, идущихъ исключительно въ радіальномъ направленіи отъ центра и, на известной толщѣ хорды, исчезающихъ изъ виду. Слѣдя за расположеніемъ этихъ волоконъ на неокрашенныхъ и на окрашенныхъ препаратахъ, можно замѣтить, что расположеніе ихъ и даже толщина совершенно соотвѣтствуетъ расположенію и толщинѣ клѣтокъ эпителиальнаго слоя хорды. На тонкихъ препаратахъ это соотвѣтствіе чрезвычайно поразительно. На основаніи такой структуры и на основаніи того, что внутреннія части волокнистой оболочки гораздо нѣжнее и прозрачнѣе, чѣмъ наружныя, я думаю, что волокнистая оболочка составляетъ продуктъ выдѣленія клѣтокъ эпителиальнаго слоя хорды. Въ пользу этого предположенія говорить также и существованіе *tunica elastica externa*, которая не допускаетъ возможности выдѣленія волокнистой оболочки тою же тканью, которою выдѣляется она сама. Выдѣленіе, если бы оно было со стороны мезодерма, не могло бы проникать черезъ упругую *tunica elastica externa*, также какъ и съ другой стороны образованіе этой послѣдней обо-

лочки изъ клетокъ эпителия хорды немислимо при существованіи между нею и эпителиемъ такой толстой оболочки, какъ волокнистая. Обѣ оболочки хорды, разныя по своему строенію, должны также составлять и продукты выдѣленія разныхъ тканей.

Если мнѣніе относительно разнаго происхожденія волокнистой оболочки и *elastica externa* справедливо, то обѣ эти оболочки нельзя ставить въ одну категорію, обозначая ихъ однимъ именемъ внутреннего влагалища хорды (*inpere Chordascheide*), какъ это дѣлается въ настоящее время. Ни у одного изъ позвоночныхъ животныхъ, исключая хрящевыхъ ганоидъ и вѣроятно циклостоми не существуетъ этихъ двухъ оболочекъ вмѣстѣ; у другихъ рыбъ (салахій, костистыхъ) существуетъ всегда одна оболочка, которую обозначаютъ подъ именемъ кутикулярной оболочки хорды, въ отличіе отъ ячеистой оболочки или ячеистаго влагалища, представляющаго у нихъ собственно зачатокъ тѣла позвонковъ. Изъ этого слѣдуетъ, что одна изъ оболочекъ хорды стерляди и вообще хрящевыхъ ганоидъ, должна представлять образованіе исключительно свойственное этимъ только рыбамъ, другимъ же можетъ быть гомологична кутикулярной оболочкѣ салахій и костистыхъ рыбъ. Сравнивая волокнистую оболочку и *elastica externa* съ кутикулярной оболочкой хорды салахій и костистыхъ рыбъ не трудно убѣдиться, что послѣдняя и составляетъ гомологъ кутикулярной оболочки. Доказательства этому слѣдующія: 1) *Tunica elastica externa* появляется у стерлядей въ такой же ранній періодъ развитія, какъ и кутикулярная оболочка салахій и костистыхъ рыбъ, а именно въ то время, когда еще не существуетъ ни хрящевыхъ дугъ, ни зачатка тѣла позвонковъ (у салахій и костистыхъ). Способъ ея происхожденія у послѣднихъ не

выясненъ и, хотя Гетте (<sup>1</sup>) и говоритъ, что она образуется какъ выдѣленіе хорды, но онъ основывается на слишкомъ слабыхъ доводахъ, а именно на томъ, что эта оболочка „не граничитъ снаружи ни съ какимъ ячеистымъ слоемъ“ и что „наружный контуръ ея гораздо рѣзче внутренняго, обращеннаго къ хордѣ“. Что касается послѣдняго изъ этихъ доводовъ, то рисунки *Gette* (фиг. 13 и 14, Taf. XXIX loc. cit.) служатъ ему яснымъ опроверженіемъ, такъ какъ внѣшній контуръ кутикулярной оболочки также рѣзокъ, какъ и внутренній. Утверждая, что кутикулярная оболочка не граничитъ ни съ какимъ ячеистымъ слоемъ, Гетте забываетъ, что снаружи ея находится скелетородный слой, который можетъ выдѣлять кутикулярную оболочку, также какъ и хорда.

2) Структура кутикулярной оболочки и *elastica externa* однакова; вѣроятно даже толщина ея мало разнится отъ толщины эластической оболочки. Отсюда мы можемъ заключить, что кутикулярная оболочка хорды селакій и костистыхъ рыбъ гомологична наружной оболочкѣ хорды—эластической оболочкѣ—ганонидъ, и что эта оболочка есть примитивная кутикулярная оболочка. Волокнистая оболочка есть вторичная кутикулярная оболочка и существуетъ только у такихъ рыбъ у которыхъ не образуются тѣла позвонковъ (ганониды и цевлостомы) (<sup>2</sup>) и отсутствуетъ (не развивается) у такихъ рыбъ (костистыхъ рыбъ и селакій) у которыхъ тѣла позвонковъ существуютъ.

## 2. ПОЗВОНОЧНЫЙ СТОЛБЪ.

Позвоночникъ у хрящевыхъ ганонидъ состоитъ, (кроме хорды) какъ извѣстно, только изъ отдѣльныхъ верхнихъ

---

(<sup>1</sup>) Arch. für microsc. Anatomie Bd. XV стр. 467.

(<sup>2</sup>) Ibid. стр. 317.

нижнихъ дугъ. Тѣлъ позвонковъ у нихъ не существуетъ. Причиною такого низкаго состоянія позвоночника служитъ то, что у хрящевыхъ ганойдъ не существуетъ зачатка для образованія тѣлъ позвонковъ, являющагося у селакій въ видѣ такъ называемой скелетородной оболочки хорды. Этой оболочки у стерлядей не существуетъ и въ зачаткѣ ни въ одинъ періодъ ихъ развитія; поэтому, говоря о развитіи позвоночника у стерлядей, мы можемъ говорить только о развитіи верхнихъ и нижнихъ дугъ позвонковъ.

Позвоночныя дуги образуются изъ скелетороднаго слоя, лежащаго между хордою и мускульными пластинками. О развитіи этого слоя мы говорили уже въ 1-й части этого сочиненія. Въ продолженіи пост-эмбриональнаго развитія онъ имѣетъ тоже положеніе, какъ и во время эмбриональнаго, но представляетъ нѣкоторыя структурныя измѣненія, состоящія главнымъ образомъ въ увеличеніи межкѣтнаго вещества и въ образованіи отростковъ отъ кѣтокъ. Въ стадіи А и промежуточной между А и В (фиг. 102 Scsch) кѣтки скелетороднаго слоя имѣютъ большею частью трехъугольную форму и удлиняются въ каждомъ углѣ въ тонкія отростки. Вслѣдствіе этого ткань скелетороднаго слоя получаетъ сходство съ студенистой соединительной тканью.

Начало образованія хрящевыхъ дугъ относится къ стадіи промежуточной между В и С (фиг. 103). Въ это время начинаются приготовительныя измѣненія для превращенія скелетороднаго слоя въ хрящъ. Кѣтки этого слоя теряютъ свои отростки, стягиваются и принимаютъ овальную форму. При этомъ, по всей вѣроятности, происходитъ дѣятельное размноженіе кѣтокъ, такъ какъ въ этой стадіи развитія ткань скелетороднаго слоя гораздо богаче кѣтками, чѣмъ прежде. Межкѣтное вещество, находящееся въ настоящее

время въ зачаткахъ дугъ (фиг. 103 об), не представляетъ никакихъ измѣненій сравнительно съ предыдущею стадіею развитія. Зачатки дугъ имѣютъ въ поперечномъ разрѣзѣ формы трехъугольниковъ, лежащихъ основаніями на хордѣ, верхушками обращенныхъ вверхъ, къ спинному мозгу. Они простираются въ описываемой стадіи развитія весьма невысоко и достигаютъ примѣрно границы нижней четверти разрѣза спиннаго мозга. Хотя образованіе верхнихъ и нижнихъ дугъ происходитъ одновременно и измѣненія, которыя мы видимъ въ верхней части скелетороднаго слоя надъ хордою, встрѣчаются также и подъ хордою, но величина верхнихъ и нижнихъ дугъ представляетъ однако довольно значительную разницу; нижнія дуги гораздо меньше верхнихъ. Онѣ располагаются съ обѣихъ сторонъ аорты, между послѣднею и мускульными пластинками. Форму ихъ опредѣлить въ настоящее время трудно, такъ какъ она главнымъ образомъ опредѣляется сосѣдними частями, и, такъ какъ хондрификація скелетороднаго слоя въ этой стадіи только начинается, то ясныхъ границъ, особенно съ нижней стороны, зачатки нижнихъ дугъ не представляютъ.

То же отсутствіе границъ встрѣчается даже и у трехъпедальной стерляди, гдѣ зачатки дугъ позвонковъ представляютъ уже болѣе ясно выраженную хрящевую ткань (фиг. 104 Об). Гистологическія измѣненія въ этой стадіи заключаются въ увеличеніи прозрачнаго межклеточнаго вещества. Если сравнить хрящъ позвоночника въ этой стадіи съ хрящемъ черепа и висцеральныхъ дугъ, то степень развитія его въ головной части далеко выше, чѣмъ въ позвончикѣ. Въ хрящѣ черепа межклеточное вещество твердо, клетки помещаются въ ясно очерченныхъ альвеолахъ, тогда какъ въ позвончикѣ онѣ даже по формѣ не рѣзко отличаются отъ клетокъ остальной массы скелетороднаго слоя; нѣкоторые



изъ нихъ имѣютъ еще отростки и являются биполярными. Границы верхнихъ дугъ и въ этой стадіи рѣзче, чѣмъ нижнихъ. Это зависитъ главнымъ образомъ отъ того, что верхнія дуги ограничены съ боковъ, снизу и сверху ясно очерченными контурами спинномозговыхъ гангліевъ, хорды и мягкой оболочкой спинного мозга (фиг. 104), тогда какъ нижнія дуги снизу прилегаютъ къ Вольфовымъ тѣламъ, которыя не представляютъ еще ясно очерченныхъ цѣльныхъ органовъ, и на разрѣзахъ являются въ видѣ группы эпителиальныхъ кружковъ, заключенныхъ въ массѣ мезодерма. (фиг. 167 и 168).

Отношенія образующихся позвоночныхъ дугъ другъ къ другу въ послѣдовательномъ порядкѣ могутъ быть изучены на горизонтальныхъ продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 111). Такие разрѣзы чрезвычайно важны, такъ какъ на нихъ можетъ быть изслѣдованъ способъ расчлененія позвоночника. На разрѣзѣ верхнія дуги (фиг. 111 Ob) являются въ формѣ дугъ хрящевыхъ пластинокъ, идущихъ въ продольномъ направленіи по бокамъ спинного мозга, между послѣднимъ и мускульными пластинками. На всемъ протяженіи пластинки верхнихъ дугъ прерываются гангліями и, такъ какъ гангліи выходятъ у взрослыхъ стерлядей между позвонками, то и здѣсь выходъ гангліевъ представляетъ границы между отдѣльными дугами позвонковъ т. е. между отдѣльными позвоночными метамерами. Зачатки верхнихъ (а также по всей вѣроятности и нижнихъ) дугъ позвонковъ представляютъ сначала непрерывныя пластинки, снабженныя съ обѣихъ сторонъ отверстиями для выхода корешковъ спинного мозга. Въ этомъ очень легко можно убѣдиться на нѣкоторыхъ мѣстахъ приложеннаго горизонтальнаго разрѣза (фиг. 111). Въ задней части препарата верхніе корешки спинного мозга не доходятъ до наружнаго края пластинокъ верхнихъ дугъ; между

ними и мышечными пластинкамл видна ещё свободная наружная часть верхних дугъ, на которой расчлененіе на отдѣльныя дуги совершенно незамѣтно. На этомъ основаніи мы можемъ сказать, что зачатки позвонковъ или ихъ дугъ являются у стерлядей не въ видѣ отдѣльныхъ зачатковъ для каждой дуги, но въ видѣ общихъ хрящевыхъ зачатковъ для цѣлаго ряда дугъ каждой стороны. Такихъ пластинокъ является четыре: двѣ для верхнихъ дугъ и двѣ для нижнихъ. Первыя располагаются вверху хорды, вторыя—внизу. Между верхними и нижними пластинками каждой стороны находится одинъ только слой клѣтокъ, непосредственно прилегающій къ хордѣ и связывающій основанія пластинки верхней дуги съ соотвѣтственною пластинкою нижней. Онъ никогда не хондрифицируется и по всей вѣроятности участвуетъ въ образованіи боковыхъ связокъ, ограничивающихъ дуги позвонковъ снаружи отъ мускульныхъ пластинокъ.

Расчлененіе непрерывныхъ зачатковъ позвоночника на отдѣльныя метамерныя дуги опредѣляется въ этой стадіи развитія исключительно выходомъ корешковъ спинномозговыхъ нервовъ (фиг. 111 Sg). Корешки составляютъ границы между отдѣльными, обособляющимися впослѣдствіи дугами позвонковъ. Выходъ корешковъ спиннаго мозга соотвѣтствуетъ границамъ между мускульными пластинками (міокомами); слѣдовательно каждый позвонковъ (дуга) будетъ приходиться противъ соотвѣтствующей пары міокомъ, какъ это видно на рисункѣ (фиг. 111), а не находится въ промежуткахъ между мускульными пластинками. Въ этомъ отношеніи гаюиды представляютъ отличіе отъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ, какъ извѣстно со времени *Ремака*, расчлененіе позвоночника не соотвѣтствуетъ первичному расчлененію тѣла на такъ называемые первичныя позвонки. У стерлядей, какъ вѣроятно и у всѣхъ хря-

цевыхъ ганондъ такъ называемое вторичное расчлененіе тѣла, относящееся исключительно къ позвоночнику, вполне соответствуетъ первичному (первичнымъ позвонкамъ). Позвонки ганондъ соответствуютъ по своему положенію міокомамъ. Эти отношенія постоянныхъ позвонковъ къ другимъ метанернымъ образованиямъ (міокомамъ и спиннымъ корешкамъ), по сравненію съ высшими животными должны быть названы примитивными, такъ какъ онѣ свойственны не только ганондамъ, но и другимъ низшимъ позвоночнымъ напр. салахиямъ (см. Balfour Monograph on the development of *Amphioxus* fishes Табл. XI фиг. 11, 12, 13). Чѣмъ обуславливается такое оригинальное расчлененіе туловища нное находится у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, этотъ чрезвычайно интересный вопросъ не только не рѣшенъ, но даже почти незатронутъ.

Развитіе позвоночника у стерлядей идетъ чрезвычайно медленно. У трехмѣсячныхъ стерлядей образованіе верхнихъ и въ особенности нижнихъ дугъ далеко еще не окончено. Верхнія дуги представляютъ хрящевыя пластинки, огибающія спинной мозгъ съ обѣихъ сторонъ и сидящія на хордѣ расширенными основаніями (фиг. 158 Obb). Онѣ представляютъ строеніе близкое къ дефинитивному. Нижнія же дуги (фиг. 158 Ub) состоятъ на всемъ протяженіи позвоночника только изъ основныхъ частей. На передней части позвоночника, разрѣзъ которой представленъ на фиг. 158, онѣ являются въ видѣ широкихъ пластинокъ, лежащихъ съ боковъ хорды и обнимающихъ только незначительную часть аорты. Въ задней части тѣла нижнія дуги болѣе развиты, но являются и здѣсь въ видѣ отдѣльныхъ пластинокъ, не сходящихся другъ съ другомъ и не составляющихъ, какъ въ взросломъ состояніи, хвостоваго канала (*canalis caudalis*). Нижнія края ихъ доходятъ только до середины толщины *venaе caudalis* и

становятся на этомъ мѣстѣ тонкими. Срословіе нижнихъ концовъ этихъ дугъ происходитъ гораздо позже этого періода развитія стерляди.

Въ передней части позвоночника видъ дугъ позвонковъ, и притомъ главнымъ образомъ верхнихъ, значительно измѣняется. Уже въ стадіи С, когда на всемъ протяженіи позвоночника верхнія дуги являются въ видѣ маленькихъ треугольных пластинокъ, лежащихъ сверху хорды и съ боковъ нижней части спинного мозга, въ передней части позвоночника онѣ являются въ видѣ большихъ дугообразныхъ пластинокъ, огибающихъ мозгъ и растущихъ кверху. Онѣ не сходятся на верху ни въ стадіи С, ни даже въ стадіи D, такъ что у трехведѣльной стерляди верхняя часть мозга остается непокрытою. Районъ, на которомъ замѣтно такое разрастаніе верхнихъ дугъ весьма незначителенъ. Приблизительными границами его будутъ служить съ задней стороны часть позвоночника, лежащая противъ головныхъ почекъ (предпочекъ) и конца желудочка сердца; за переднюю границу этого отдѣла можно принять слуховыя капсулы. При этомъ конечно мы захватываемъ часть черепа и именно ту, къ которой прикрѣпляются заднія висцеральныя дуги, такъ какъ опредѣлить ясныя границы между черепомъ и позвоночникомъ у стерлядей трудно и въ взросломъ состояніи, а тѣмъ болѣе невозможно въ раннемъ періодѣ развитія. Утолщеніе и расширеніе верхнихъ дугъ позвонковъ идетъ постепенно отъ задней части къ передней, какъ въ этомъ можно убѣдиться на плоскостныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ. На плоскостныхъ разрѣзахъ (фиг. 123 Аа) видно какъ хрящевыя дуги позвонковъ, приближаясь къ слуховымъ капсуламъ, утолщаются и оканчиваются у задней стѣнки послѣднихъ закругленнымъ концомъ. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться, что эти утолщенія происходятъ главнымъ образомъ изъ верхнихъ дугъ позвонковъ, растутъ, постепенно

утолщаясь, кверху и въ задней части черепа огибають мозгъ, оставляя неприкрытымъ только незначительную полосу верхней стѣнки послѣдняго (фиг. 176 Obb). Изслѣдуя рядъ такихъ разрѣзовъ, можно замѣтить, что верхнія дуги утолщаются постепенно: въ районѣ третьей пары мѣломъ утолщеніе начинается и усиливается прогрессивно до слуховыхъ капсулъ, какъ это можно видѣть также и на горизонтальныхъ разрѣзахъ (фиг. 123 Aa).

Чтобы покончить съ развитіемъ позвоночника, я долженъ упомянуть еще о двухъ образованіяхъ, хотя и не происходящихъ изъ зачатка позвоночника, но связанныхъ съ нимъ у взрослыхъ стерлядей. Это именно двѣ извѣстныя уже давно связи позвоночника: верхняя и нижняя, которыя у взрослыхъ стерлядей проходятъ по верхней и нижней поверхности позвоночника и служатъ вѣроятно для связыванія верхнихъ и нижнихъ дугъ въ продольномъ направленіи. Верхняя связка (*ligamentum longitudinale superius*) тянется вдоль всего позвоночного столба и лежитъ между верхними юнками верхнихъ позвоночныхъ дугъ (фиг. 158 L<sub>1</sub>sp). Нижняя (*ligamentum longitudinale inferius*) проходитъ подъ нижнюю поверхность хорды и, какъ можно видѣть на поперечныхъ разрѣзахъ, вдается внутрь аорты. Обѣ связки получаютъ окончательное развитіе очень поздно: въ видѣ связокъ онѣ являются только у трехмѣсячныхъ стерлядей. Раньше я ихъ не встрѣчалъ. Что касается развитія ихъ, то относительно нижней связки мною уже было высказано мнѣніе, что она развивается изъ субхордальной полоски (см. часть I стр. 211). Это мнѣніе я основываю на тождественности въ положеніи субхордальной полоски и нижней позвоночной связки. Доказательствомъ такого происхожденія могутъ служить нѣкоторые поперечные разрѣзы изъ стадій А и В (фиг. 167 и 178), на которыхъ подъ хордою являет-

ся утолщеніе мезодерма, углубляющееся въ аорту (фиг. 167 Schs, фиг. 173 Sbs). Въ обѣихъ этихъ стадіяхъ зачатокъ нижней связки состоитъ изъ клѣтокъ совершенно похожихъ на мезодермальные. У трехмѣсячной стерляди нижняя позвоночная связка состоитъ уже изъ центрального пучка волоконъ, проходящихъ въ продольномъ направленіи, и изъ периферическаго слоя клѣтокъ.

Верхнюю связку позвоночника мнѣ пришлось наблюдать въ первый разъ только у трехмѣсячной стерляди. У болѣе молодыхъ стерлядей (до трехнедѣльнаго періода развитіи) она не существуетъ и въ зачаткѣ.

*Ребра* я видѣлъ въ первый разъ только у трехмѣсячныхъ стерлядей и потому развитіе ихъ осталось мною неизслѣдованнымъ.

### 3. ЧЕРЕПЪ И ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТЪ.

Черепъ стерлядей начинаетъ развиваться, какъ и у всѣхъ другихъ позвоночныхъ животныхъ, съ основной своей части; въ развитіи его принимаютъ участіе: 1) продолженіе позвоночника, дающее начало задней части черепа и состоящее изъ хорды и двухъ пластинокъ, лежащихъ съ боковъ ея, для которыхъ мы удержимъ Паркеровское названіе „парахордальныхъ пластинокъ“, 2) изъ двухъ пластинокъ, лежащихъ впереди парахордальныхъ и извѣстныхъ у другихъ позвоночныхъ, со времени *Ратке*, подъ именемъ черепныхъ перекладинъ (*trabeculae*) 3) изъ хрящей, лежащихъ позади и сбоку обонятельныхъ ямокъ и глазъ (этмоидальныхъ и орбитальныхъ хрящей), 4) изъ слуховыхъ капсулъ и 5) изъ скелета висцеральныхъ дугъ. Всѣ эти части появляются не одновременно и въ первый разъ становятся замѣтными въ стадіи, промежуточной между В и С. Къ концу третьей

недѣли развитія черепа подвигается настолько, что образуется только основная часть черепа и слуховыя капсулы; верхняя же часть черепа является въ видѣ хряща только въ передней и задней части головы, въ средней же части головной мозгъ прикрытъ только наружными покровами.

Сравнительно слабое развитіе хрящеваго черепа и малая величина рыбокъ въ рассматриваемый нами періодъ развитія представляютъ большія затрудненія для препарирования черепа. Только въ концѣ третьей недѣли развитія, когда трабекулы соединяются съ паракордальными хрящами, удается отпрепарировать весь черепъ; въ болѣе же раннихъ стадіяхъ развитія этого сдѣлать нельзя, и поэтому надо прибѣгать въ другихъ способамъ изслѣдованія; самымъ удобнымъ изъ этихъ способовъ является конечно изслѣдованіе поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ въ различныхъ стадіяхъ развитія. Изслѣдованіе ряда разрѣзовъ, сдѣланныхъ въ различныхъ направленіяхъ черезъ голову, вполне можетъ замѣнить препарированіе, а послѣднее можетъ служить съ своей стороны прекраснымъ способомъ контроля надъ разрѣзами. Комбинируя картины, получаемыя на разрѣзахъ, можно себѣ составить довольно точное понятіе о формѣ, распространеніи, толщинѣ и отношеніи другъ къ другу различныхъ частей черепа, до тѣхъ поръ пока хрящи не окрѣпнутъ на столько, что станетъ возможнымъ ихъ препарировать и проверять такимъ образомъ результаты добытые разрѣзами. Конечно этотъ способъ изслѣдованія можетъ быть применимъ только къ развитію черепной коробки; развитіе скелета висцеральныхъ дугъ не требуетъ совершенно разрѣзовъ и можетъ быть гораздо удобнѣе изслѣдовано на разрѣзанныхъ вдоль пополамъ и просвѣтленныхъ зародышахъ.

Прежде чѣмъ перейдемъ къ описанію отдѣльныхъ зачатковъ черепа, я считаю необходимымъ сказать нѣсколько

словъ о главныхъ измѣненіяхъ головы въ различныя стадіи развитія зародыша. Голова при началѣ своего образованія состоитъ изъ двухъ частей: 1) средней или осевой, составляющей зачатокъ собственно черепа, головного мозга и вообще осевыхъ частей головы и 2) глоточныхъ пластинокъ, составляющихъ зачатки висцеральныхъ дугъ. Сначала (фиг. 56 и 58) обѣ эти части рѣзко отдѣлены другъ отъ друга; по мѣрѣ же того какъ голова приподымается надъ уровнемъ зачатка зародышеваго тѣла, границы ихъ мало по малу сглаживаются (фиг. 59), и глоточныя пластинки не отдѣляются уже отъ средней части головы въ видѣ цѣльныхъ непрерывныхъ пластинокъ, а являются въ видѣ ряда глоточныхъ (висцеральныхъ) дугъ. Оба эти отдѣла головы даютъ начало различнымъ частямъ черепа. Изъ средней части развивается собственно черепная коробка, изъ висцеральныхъ дугъ развиваются хрящевыя дуги, составляющія висцеральный скелетъ. Изъ нихъ же развиваются головныя мышцы.

Говоря о развитіи мозга, я упомянулъ, что въ средней части головы можно различать двѣ части, которымъ соответствуютъ также и двѣ части головного мозга. Мы видѣли, что обѣ эти части мозга опредѣляются отношеніями ихъ къ хордѣ; хорда проходитъ подъ заднимъ мозговымъ пузыремъ и доходитъ до передней его стѣнки; подъ обоими передними мозговыми пузырями хорды нѣтъ. На этомъ основаніи я предложилъ назвать заднюю часть мозга (продолговатый мозгъ, мозжечекъ) вертебральнымъ, передніе же мозговые пузыри—превертебральнымъ мозгомъ. Эти же части мы можемъ различать и въ первичномъ (кожистомъ) черепѣ, но значеніе ихъ въ черепѣ еще важнѣе, чѣмъ въ головномъ мозгу, такъ какъ при переходѣ кожистаго черепа въ хрящевой, развитіе хрящеваго черепа идетъ въ обѣихъ названныхъ частяхъ изъ зачатковъ, весьма рѣзко



отличающихся между собою и имѣющихъ также различное морфологическое значеніе. Задняя часть черепа развивается изъ пластинокъ, лежащихъ съ боковъ хорды и, какъ увидимъ, гомологичныхъ дугамъ позвонковъ—парахордальныхъ пластинокъ; передняя образуется изъ хрящевыхъ пластинокъ, не имѣющихъ примаго отношенія къ хордѣ—трабекулъ—и не представляющихъ такимъ образомъ частей гомологичныхъ осевой части туловищнаго скелета. Заднюю часть черепа, на основаніи ея гомологичности съ позвоночнымъ столбомъ мы можемъ назвать вертебральной, переднюю — превертебральной, оставляя для обѣихъ названія, предложенныя Гегенбауромъ. Въ очень раннихъ стадіяхъ развитія существуетъ уже ясная граница между вертебральной и превертебральной частями черепа. Эта граница есть такъ называемая средняя черепная перекладина (Ратке), о которой было уже говорено при описаніи мезодерма головы въ эмбриональный періодъ развитія (см. стр. 196—201).

Приступая теперь къ описанію развитія черепа, мы начнемъ его съ изслѣдованія горизонтальныхъ разрѣзовъ, такъ какъ на нихъ можно лучше всего познакомиться съ положеніемъ хрящевыхъ зачатковъ черепа по отношенію къ хордѣ, а также по отношенію другъ къ другу. Въ стадіи С, къ которой относится большинство поперечныхъ и горизонтальныхъ разрѣзовъ нарисованныхъ на фиг. 112—119 и фиг. 122—131, большая часть хрящевыхъ зачатковъ черепа существуетъ; отсутствуютъ только этмоидальные хрящи, которые образуются позже.

Рядъ фигуръ, начиная съ фиг. 122 кончая 131 представляетъ постепенный рядъ разрѣзовъ головы зародыша, начиная со спинной стороны и кончая брюшной. Разсматривая этотъ рядъ разрѣзовъ мы видимъ, что на спинной сторонѣ (фиг. 122) только слуховой органъ окруженъ хря-

щемъ; ни впередъ, ни назадъ отъ хрящевыхъ капсулъ, образующихъ хрящевой футляръ вокругъ слуховаго органа, скелетныхъ образованій нѣтъ. На разрѣзѣ, слѣдующемъ непосредственно за фиг. 122 (фиг. 123), видно, что ушные капсулы прилегаютъ задней своей стороною къ двумъ хрящамъ, лежащимъ по обѣимъ сторонамъ спиннаго мозга (фиг. 123 Аа). Мы имѣли уже случай при описаніи позвоночника познакомиться съ этими хрящами и видѣли, что они составляютъ верхнія дуги позвонковъ, сильно развитыя сравнительно съ верхними дугами остальной части позвоночника и огибающія спинной мозгъ на границѣ его съ продолговатымъ. Эти хрящи, какъ можно убѣдиться на горизонтальныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ, переходятъ непосредственно въ черепъ и являются тамъ въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, лежащихъ по бокамъ хорды и составляющихъ зачатокъ вертебральной части черепа. Эти зачатки черепа составляютъ *парохордальныя пластинки*, которыя можно прослѣдить на всѣхъ горизонтальныхъ разрѣзахъ, начиная съ фиг. 124 до фиг. 128. Разрѣзъ, изображенный на фиг. 124, прошелъ только черезъ верхній слой парохордальныхъ пластинокъ, и по этому граница послѣднихъ видна не такъ ясно, какъ на слѣдующихъ фигурахъ. На фиг. 124 мы видимъ однако, что парохордальныя пластинки идутъ далеко назадъ и достигаютъ примѣрно переднихъ міокоматъ, а слѣдовательно также и, видныхъ въ предыдущемъ разрѣзѣ, верхнихъ дугъ переднихъ позвонковъ. Причиною тому, что мы на фиг. 124 видимъ большую часть парохордальныхъ пластинокъ, сравнительно съ фиг. 125, 126 и проч., служитъ то, что передняя часть стерлядей въ этой стадіи развитія нѣсколько выпукла, слѣдовательно разрѣзы проведенные параллельно оси тѣла рыбки срѣжутъ верхушку этой выпуклости т. е. захватятъ большую часть скелета и хорды. На

этой фигурѣ срѣзана задняя часть парохордальныхъ пластинокъ и задняя часть черепной хорды. Слѣдующіе разрѣзы захватываютъ переднія и, лежащія ниже, части паракордальныхъ пластинокъ и хорды. Разрѣзы, нарисованные на фиг. 125 и 126, прошли черезъ переднюю часть хорды и паракордальныхъ пластинокъ и черезъ основаніе мозга. Паракордальныя пластинки (фиг. 125 и 126 Pchdk) являются въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ довольно широкихъ и прилегающихъ непосредственно къ хордѣ и къ головному мозгу. Наконецъ фиг. 127 представляетъ разрѣзъ, прошедшій еще разъ черезъ передній конецъ хорды и паракордальныхъ пластинокъ; на разрѣзѣ захвачены также и глубже лежащія части мозга: *infundibulum* съ частью среднего и переднего мозга. На этой фигурѣ мы видимъ, что хорда утончается спереди и оканчивается, не доходя до *infundibulum*, закругленнымъ концомъ; это отношеніе хорды къ *infundibulum* можетъ быть проверено на продольныхъ вертикальныхъ разрѣзахъ, которые (фиг. 106) вполне подтверждаютъ то что мы видимъ на фиг. 127. Паракордальныя пластинки не оканчиваются на уровнѣ передняго конца хорды, но заходятъ нѣсколько впередъ ея и, соединяясь здѣсь другъ съ другомъ, прилегаютъ къ *infundibulum*. Спереди отъ соединенныхъ паракордальныхъ пластинокъ идутъ двѣ дугообразно изогнутыя хрящевыя пластинки, огибающія упомянутыя сейчасъ части мозга и впереди послѣднихъ направляющіяся другъ къ другу (фиг. 127 Tscr). Эти пластинки суть *боковыя перекладины черепа* (*trabeculae cranii*), составляющія зачатокъ передней части черепа. На фиг. 128 видна нижняя часть черепныхъ перекладинъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ эти зачатки черепа соединяются съ слившимися паракордальными пластинками и окружаютъ нижнюю часть *infundibulum* и *hypophysis* (фиг. 128, Tscr, Inf и Hys).

По описаннымъ горизонтальнымъ разрѣзамъ можно себѣ легко представить форму и расположеніе хрящевыхъ зачатковъ черепа. Основная часть черепа состоитъ въ этой стадіи развитія 1) изъ *хорды*, которая проходитъ подъ продолговатымъ мозгомъ по осевой части головы и, по мѣрѣ приближенія къ *infundibulum*, быстро утончается. Хорда нѣсколько изогнута и оканчивается, не доходя до *infundibulum*. По бокамъ хорды располагаются 2) *парахордальные* пластинки, сопровождающія хорду на всемъ ея протяженіи въ черепѣ и соединяющіяся впереди ея поперечной хрящевой пластинкой, прилегающей непосредственно къ *infundibulum*. Если мы сравнимъ горизонтальный разрѣзъ (фиг. 127) съ вертикальнымъ продольнымъ разрѣзомъ, то увидимъ, что мѣсто соединенія парахордальныхъ пластинокъ соотвѣтствуетъ вполне средней черепной перекладинѣ (фиг. 106 Мл) и представляетъ слѣдовательно зачатокъ задней спинки *чурецкаго* *стѣла*, въ которомъ помѣщается *infundibulum* съ мозговымъ придаткомъ. Въ задней части черепа парахордальные пластинки переходятъ въ зачатокъ позвоночника; на всемъ протяженіи хорды, до переднихъ міокоматъ, парахордальные пластинки являются въ видѣ невысокихъ хрящевыхъ пластинокъ и въ заднемъ концѣ черепа сталкиваются съ выросшими вверхъ дугами позвонковъ, огибающими боковыя и частью верхнюю стѣнки мозга. Такъ какъ передняя часть позвоночника непосредственно прилегаетъ къ слуховымъ капсуламъ, которыя проходятъ вдоль всего продолговатаго мозга (фиг. 122 и 123 Ok), то отсюда выходитъ, что вертебральная часть черепа въ эти стадіи развитія имѣетъ форму ящика, открытаго сверху. Нижнюю стѣнку этого ящика составляютъ парахордальные пластинки, двѣ боковыя стѣнки его образуются слуховыми капсулами. Передняя часть спинного мозга почти закрыта обрастающими ея ду-

гамъ позвоночника; непокрытою остается только неширокая полоса верхней стѣнки спинного мозга. Въ продолговатомъ мозгу непокрытая часть верхней стѣнки гораздо шире чѣмъ въ спинномъ мозгу. Третью составную часть зачатка хрящевого черепа образуютъ 3) *Трабекулы*. Онѣ представляютъ, какъ видно изъ разрѣзовъ двѣ дугообразныя хрящевыя пластинки, огибающія основаніе переднихъ мозговыхъ пузырей и соединяющіяся назадъ съ парахордальными пластинками. Трабекулы не доходятъ въ описываемой стадіи развитія до передняго конца головного мозга. Онѣ оканчиваются приблизительно противъ начала оптическихъ нервовъ. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія трабекулы растутъ впередъ и покрываются передними концами между этмодальными пластинками.

Познакомившись съ положеніемъ хрящевыхъ зачатковъ черепа на горизонтальныхъ разрѣзахъ, мы можемъ перейти къ изслѣдованію поперечныхъ разрѣзовъ, на которыхъ можно будетъ выяснено отношеніе парахордальныхъ пластинокъ къ хордѣ, трабекуламъ и слуховымъ капсуламъ. Фиг. 112 до 119 представляютъ рядъ такихъ поперечныхъ разрѣзовъ головы во время стадіи С, начиная съ передней части до задней. На фиг. 108 цифрами и чертами обозначены приблизительно положенія этихъ поперечныхъ разрѣзовъ. На первыхъ изъ этихъ разрѣзовъ (фиг. 112, 113, 113 А), этихъ изъ передней части головы, хрящевыхъ зачатковъ не видно, такъ какъ трабекулы, какъ сказано выше, доходятъ только до начала оптическихъ нервовъ. Разрѣзъ, сдѣланный на уровнѣ передней поверхности глазъ (фиг. 114) проходитъ черезъ передніе концы трабекулъ (фиг. 114 Рvku). На этой фигурѣ трабекулы являются въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, лежащихъ подъ воронкою и отдѣленныхъ другъ отъ друга маленькимъ промежуткомъ. Въ раз-

рѣзѣ эти пластинки имѣютъ почти трехъугольную форму вслѣдствіе того что наружный край ихъ утолщенъ, внутренній постепенно заостряется. На непосредственно слѣдующемъ разрѣзѣ трабекулы сходятся другъ съ другомъ (фиг. 115) подъ воронкою, а на фиг. 116 (Рvkn), на которой мы видимъ ихъ задніе концы, онѣ опять расходятся. Это послѣднее мѣсто соотвѣтствуетъ по своему положенію мозговому придатку (фиг. 116 Нур), который лежитъ на соединенныхъ переднихъ концахъ паракордальныхъ пластинокъ. Такъ какъ трабекулы здѣсь нѣсколько раздвинуты, то противъ нижней части мозгового придатка, лежащей впереди соединенныхъ паракордальныхъ пластинокъ, въ хрящевой основѣ черепа будетъ находиться отверстіе, занятое мягкими головными пластинками. Въ существованіи этого интрабекулярнаго пространства можно убѣдиться на продольныхъ вертикальныхъ разрѣзахъ черезъ черепъ въ этой стадіи развитія.

Срастаніе средней части трабекулъ происходитъ видимому послѣ того когда уже переднія части ихъ срослись. Отношеніе трабекулъ къ паракордальнымъ пластинкамъ выясняется изъ фиг. 116, на которой видно, что трабекулы налегаютъ своими задними концами на слившіяся паракордальныя пластинки. Такое отношеніе ихъ къ паракордальнымъ пластинкамъ не встрѣчается у другихъ рыбъ (костистыхъ и поперечноротыхъ), развитіе черепа которыхъ описано въ прекрасныхъ изслѣдованіяхъ *Паркера* <sup>(1)</sup>. У костистыхъ рыбъ trabeculae сначала не соприкасаются съ

---

<sup>(1)</sup> *Parker*. Development of the skull in the salmon (Phil. Trans. 1873. vol. 163; On the structure and Development of the skull in sharks and skates Transactions Zool. Soc 1876; *Parker* and *Bellamy* Morphology of the skull.

парахордальными пластинками, а послѣднія не доходятъ до конца хорды; въ послѣдствіи, когда парахордальныя пластинки срастаются съ слуховыми капсулами и трабекулы срастаются другъ съ другомъ въ передней своей части, задняя расходящаяся часть каждой трабекулы соединяется съ соотвѣтствующей парахордальной пластинкой. Такимъ образомъ между соединенными трабекулами и парахордальными пластинками образуется пространство затянутое мягкой тканью головныхъ пластинокъ и заключающее часть воронки и мозгового придатка (см. Parker et Bettany фиг. 14). Остатокъ этаго отверстія остается у многихъ животныхъ въ видѣ *canalis cranio-pharyngeus*. У поперечноротыхъ рыбъ, по описанію Паркера, парахордальныя пластинки также не срастаются, а напротивъ срастаются трабекулы и образуютъ пластинку, срастающуюся съ обѣими слуховыми капсулами (Parker et Bettany loc. cit. стр. 22 и фиг. 5). Эта пластинка совершенно похожа на ту, посредствомъ которой соединяются передніе концы парахордальныхъ пластинокъ между собою. Фиг. 127 и фиг. 116 весьма ясно показываютъ, что у стерлядей она происходитъ черезъ сліяніе парахордальныхъ пластинокъ, а не трабекулъ.

Парахордальныя пластинки (фиг. 116—119 Vкл) на поперечныхъ разрѣзахъ являются въ видѣ хрящей, лежащихъ съ боковъ хорды и имѣющихъ вездѣ почти одинаковую толщину. Въ описываемой стадіи развитія онѣ срастаются на большей части своей длины съ слуховыми капсулами. Поперечные разрѣзы показываютъ, что это срастаніе происходитъ въ передней и задней части слуховыхъ капсулъ, такъ что въ средней, между парахордальными и капсулами, остается окошечко, которое служитъ для выхода слуховаго нерва. На разрѣзахъ, не смотря на срастаніе, можно

въ это время легко опредѣлить грапицы парахордальныхъ пластинокъ и капсулъ по расположенію клѣтокъ въ тѣхъ и другихъ хрящахъ. Въ парахордальныхъ хрящахъ можно замѣтить центръ вокругъ котораго располагаются клѣтки и въ периферіи этихъ хрящей клѣтки располагаются гуще, чѣмъ въ центрѣ; въ слуховыхъ капсулахъ клѣтки располагаются болѣе или менѣе правильными горизонтальными рядами.

*Слуховыя капсулы* (фиг. 117, 118, 119, 133, 134 Ок) развиваются не разомъ вокругъ всего лабиринта, а постепенно. Прежде всего образуются нижняя, передняя и задняя стѣнка слуховыхъ капсулъ и въ такомъ видѣ мы и встрѣчаемъ эти части черепа въ стадіи С. Нижняя стѣнка уже срастается съ парахордальными пластинками и загибается нѣсколько наружу и кверху для образованія боковой стѣнки капсулы. Въ этой стадіи развитія боковая стѣнка ограничиваетъ уже снаружи горизонтальный каналъ и, доходя до его верхней части, теряетъ мало по малу свойства хряща и переходитъ въ мягкую ткань головныхъ пластинокъ. Въ слѣдующей стадіи развитія наружная (боковая) стѣнка капсулъ также превращается въ хрящъ. Въ стадіи D слуховыя капсулы имѣютъ форму чашекъ, прилегающихъ съ боковъ къ парахордальнымъ пластинкамъ и отдѣляющихъ кожистый лабиринтъ. Отъ наружной стѣнки ихъ отходятъ отростки, располагающіеся между полукружными каналами, вслѣдствіе чего внутренняя полость капсулъ представляетъ точный отпечатокъ формы кожистаго лабиринта. Слуховыя капсулы имѣютъ чашкообразную форму, такъ какъ внутренняя стѣнка ихъ является въ видѣ тонкой перепонки, не имѣющей хряща. Образованіе хрящевой внутренней стѣнки и переходъ чашкообразной формы слуховыхъ капсулъ въ



форму замкнутых капсулъ происходитъ гораздо позже, описываемаго здѣсь періода развитія.

Кромѣ описанныхъ главныхъ зачатковъ черепа: паракордальныхъ хрящей, трабекулъ и слуховыхъ капсулъ, въ стадіи С существуютъ еще пара отдѣльныхъ хрящей, лежащихъ позади глазъ; ихъ можно назвать *орбитальными хрящами* (фиг. 123 Ak). Въ болѣе поздней стадіи развитія къ этимъ хрящамъ прибавляется еще пара хрящей, лежащихъ позади обонятельныхъ ямокъ и поэтому названныхъ мною *этмоидальными хрящами* (фиг. 136 Olfk). Въ стадіи С этмоидальные хрящи только что начинаютъ образоваться, какъ это можно замѣтить по измѣняющемуся расположенію клятокъ въ головныхъ пластинкахъ, окружающихъ обонятельныя ямки (фиг. 120, 136, Olfk). Хондрификація головныхъ пластинокъ начинается съ краевъ обонятельныхъ ямокъ и переходитъ за тѣмъ къ срединѣ ихъ. Въ моемъ предварительномъ сообщеніи о развитіи черепа у стерлядей<sup>(1)</sup> я описалъ двѣ пары этмоидальныхъ и орбитальныхъ хрящей.

Обѣ пары орбитальныхъ хрящей появляются одновременно. Въ стадіи С вмѣстѣ съ другими зачатками черепа появляются задніе орбитальные хрящи (фиг. 123 Ak) въ нѣжѣ вертикальныхъ пластинокъ располагающихся сзади глазъ, расширенныхъ въ задней части и суживающихся въ передней. Въ стадіи D, кромѣ этихъ паръ хрящей, появляются другія впереди глазъ, достигающія до обонятельныхъ ямокъ. Эта послѣдняя пара переднихъ орбитальныхъ хрящей (фиг. 135 и 136 Ovk и Ovk) имѣетъ форму трехъ-угольныхъ пластинокъ. Въ стадіи D передніе орбитальные хрящи (фиг. 127 Ovk) срастаются съ трабекулами въ зад-

---

(<sup>1</sup>) Zoolog. Anzeiger, Bd. I стр. 288.

ней своей части. Задніе хрящи въ этой стадіи развитіи являются еще въ видѣ обособленныхъ хрящевыхъ пластинокъ (фиг. 138 Oгk'), не сросшихся съ трабекулами. Они значительно вырастаютъ и имѣютъ форму обоюдоногвѣтыхъ пластинокъ, расширенныхъ на верхнемъ и нижнемъ концахъ. Срастаніе этихъ хрящей съ трабекулами происходитъ послѣ первыхъ трехъ недѣль жизни стерляди.

Что касается этмопальныхъ хрящей, то я, на основаніи первыхъ стадій развитія этихъ хрящей и существованія двухъ паръ отдѣльныхъ хрящей у трехмѣсячной, полагаю, что они образуются также въ количествѣ двухъ паръ и образованіе ихъ идетъ отъ краевъ обонятельныхъ ямокъ (фиг. 120 Olfk) къ срединѣ дна послѣднихъ. У трехмѣсячной стерляди обонятельныя ямки совершенно заключены въ хрящевомъ скелетѣ, какъ и у взрослой. Кромѣ того по бокамъ обонятельныхъ ямокъ находится еще по парѣ хрящей, связанныхъ съ черепомъ связками; эти хрящи (фиг. 164 Ethmk) по положенію своему соотвѣтствуютъ этмопальнымъ хрящамъ.

Измѣненія хрящевыхъ зачатковъ черепа, описанныя въ стадіи С, состоятъ въ срастаніи ихъ между собою и образованіи основной части черепа. Въ стадіи D это срастаніе происходитъ только въ нѣкоторыхъ хрящахъ. Трабекулы срастаются съ паракордальными пластинками и образуютъ вмѣстѣ непрерывную хрящевую пластинку, образующую основаніе какъ передней, такъ и задней части черепа. На препарированномъ черепѣ изъ этой стадіи развитія основаніе черепа имѣетъ форму, изображенную на фиг. 175. Задняя часть его, переходящая непосредственно въ позвоночникъ, сначала расширяется и затѣмъ весьма быстро суживается. Расширенная часть происходитъ отъ упомянутого выше расширенія позвоночныхъ дугъ; суженная помѣщаетъ

ся между слуховыми капсулами и переходит непосредственно въ трабекулы, которыя совершенно срастаются другъ съ другомъ и образуютъ вмѣстѣ хрящевую пластинку, доходящую до передняго конца головы. Форма этой превертебральной пластинки нѣсколько похожа на форму вертебральной части черепа. Судя по разрѣзамъ (фиг. 137 Тг. ср., видно что передними концами трабекулы расходятся и срастаются съ передними орбитальными пластинками (фиг. 137 Orbк). Заднія орбитальныя пластинки (фиг. 138 Orbк'), какъ уже было замѣчено выше не срастаются съ трабекулами, а являются въ видѣ отдѣльных хрящиковъ, лежащихъ въ нѣкоторыхъ головныхъ пластинкахъ.

Изъ этого описанія видно, что у трехнедѣльной стерляди черепъ далеко не представляетъ еще замкнутой хрящевой капсулы; только въ задней части его хрящи сходятся надъ головнымъ мозгомъ и образуютъ сводъ задней части черепа, вся же остальная часть мозга остается неприкрытою сверху. Образованіе черепной крышки идетъ чрезвычайно медленно и притомъ происходитъ одновременно съ передняго и задняго концовъ черепа. У трехмѣсячныхъ стерлядей черепная крышка является только въ передней и въ задней части черепа; большая часть средняго и задняго мозга, по снятіи кожныхъ костей черепа является обнаженнымъ. На этомъ черепѣ можно замѣтить, что образованіе крышки происходитъ главнымъ образомъ черезъ разрастаніе передней и задней части черепа; слуховыя капсулы окружаютъ непосредственно родничекъ, не разрастаются вверхъ и следовательно не принимаютъ дѣятельнаго участія въ образованіи черепной крышки.

**Висцеральный скелетъ.** Хрящевой скелетъ висцеральныхъ дугъ начинается развиваться одновременно съ зачатками черепа, но не во всѣхъ висцеральныхъ дугахъ хрящъ

появляется одновременно. Въ первыхъ стадіяхъ развитія хрящъ видѣнъ гораздо яснѣе въ переднихъ трехъ дугахъ, чѣмъ въ заднихъ. Въ слѣдующей же стадіи развитія (стадія С) онъ появляется какъ въ переднихъ, такъ и въ заднихъ дугахъ. Такое неодновременное появленіе хряща вполне соответствуетъ неодновременному появленію самихъ висцеральныхъ дугъ.

Порядокъ образованія висцеральнаго скелета изъ соответствующихъ дугъ у стерлядей вполне сходенъ съ описаннымъ для костистыхъ рыбъ и селакій. Изъ первой дуги образуются небный, крыловидный, квадратный хрящи (*palato-quadratum*) и Меккелевъ хрящъ. Вторая дуга даетъ начало *hyo-mandibulare*, *symplecticum* и *hyoideum*; остальные дуги превращаются въ жаберныя дуги. Расчлененіе жаберныхъ дугъ идетъ болѣе или менѣе однообразно во всѣхъ дугахъ. Сначала весь висцеральный аппаратъ растянутъ гораздо болѣе взади, чѣмъ впоследствии, на что уже было указано въ главѣ о развитіи наружной формы стерляди.

Фиг. 153 представляетъ рисунокъ висцеральнаго аппарата *in situ* въ стадіи промежуточной между В и С, т. е. въ первое время развитія висцеральнаго скелета. Въ первыхъ трехъ парахъ дугъ хрящи являются въ видѣ изогнутыхъ палочекъ съ весьма явственными контурами; въ остальныхъ дугахъ контуры хрящей менѣе рѣзки, что даетъ поводъ думать, что въ послѣднихъ образованіе хряща началось позднѣе, чѣмъ въ первыхъ. Первая—челюстная—пара висцеральныхъ хрящевыхъ дугъ отличается отъ остальныхъ тѣмъ, что она не имѣетъ никакой связи съ черепомъ, гораздо болѣе изогнута, чѣмъ остальные и представляетъ два колѣна, изъ которыхъ верхнее (фиг. 153 I'q) располагается сверху отверстія рта, въ верхнечелюстномъ отросткѣ, нижнее—связу его, въ нижнечелюстной части первой дуги (фиг. 143 Mx).

Верхняя часть первой хрящевой дуги гораздо шире нижней и отдѣляется отъ послѣдней легкимъ пережимомъ. Впослѣдствіи на мѣстѣ этого пережима образуется раздѣленіе первой дуги на небноквадратный (верхнечелюстной) и Меккелевъ (нижнечелюстной) хрящи. Вторая—подъязычная—пара висцеральныхъ хрящей имѣетъ также форму изогнутой палочки, лежащей верхнимъ своимъ концомъ къ слуховой капсулѣ, нижнимъ—къ нижнему концу первой дуги (фиг. 153 Н<sub>у</sub>). Изогнутая средняя часть второй дуги, раздѣляетъ эту дугу на верхнюю и нижнюю части, изъ которыхъ первая идетъ начало hyo-mandibulare (фиг. 153 Н<sub>умд</sub>) вторая—подъязычному хрящу (hyoideum; фиг. 153 Н<sub>у</sub>). Въ этой стадіи уже нижній конецъ зачатка hyo-mandibulare прикасается къ первой дугѣ, какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ въ ней пережимомъ наибѣево отдѣленіе небо-квадратнаго хряща. Третья пара хрящевыхъ дугъ (фиг. 153, <sup>1</sup>) — первая пара жаберныхъ дугъ также вѣсколько изогнута въ своей средней части впередъ, хотя этотъ изгибъ въ описываемой стадіи развитія гораздо меньше, чѣмъ въ первыхъ двухъ дугахъ.

Намѣченное въ описываемой сей часъ стадіи развитія расчлененіе первыхъ двухъ висцеральныхъ дугъ ведетъ въ слѣдующей стадіи (фиг. 154) къ расчленію ихъ на соответственныя части. Каждая изъ переднихъ двухъ дугъ въ стадіи промежуточной между С и D состоитъ изъ двухъ хрящей. Верхняя половина первой дуги представляетъ теперь отдѣльный небноквадратный хрящъ (фиг. 154 Plq) съ закругленнымъ нижнимъ концомъ, сочленяющимся съ нижней половиною—меккелевымъ хрящемъ (фиг. 154 Мх). Изъ двухъ упомянутыхъ въ первой стадіи половиною второй дуги верхняя представляетъ теперь также отдѣльный гіо-мандибулярный хрящъ (hyo-mandibulare и symplectienu; Н<sub>ум</sub> фиг. 154), нижняя—подъязычный хрящъ (фиг. 154 Н<sub>у</sub>), который въ

свою очередь распадается впоследствии на три части. Первая жаберная дуга (третья висцеральная) имѣетъ въ настоящее время такую же форму, какую имѣла вторая дуга въ предыдущей стадіи развитія. Она изогнута въ своей нижней части впередъ по направленію къ второй хрящевой дугѣ; этотъ изгибъ служитъ, также какъ и въ первыхъ двухъ дугахъ, провозвѣстникомъ раздѣленія этой дуги на двѣ части. Остальныя дуги (фиг. 154, <sup>3</sup> и <sup>4</sup>) представляютъ изогнутыя дугообразныя хрящевыя палочки.

Дальнѣйшее расчлененіе висцеральныхъ дугъ идетъ довольно быстро, такъ что въ стадіи D (фиг. 155 и 175) всѣ дуги представляютъ уже расчлененіе близко подходящее къ дефинитивному. Въ это же время на нѣкоторыхъ дугахъ, также какъ и на *operculum* появляются уже кожные ободчатые (фиг. 151, *Mxog*, *Mxos'* и *Opos*) и развивается вполне зубная система. Фиг. 155 представляетъ разрезанную пополамъ голову трехнедѣльной стерляди, на которой висцеральный аппаратъ видѣнъ въ профиль; на фиг. 174 нарисованъ висцеральный аппаратъ отогнутый отъ черепа, для того чтобы можно было яснѣе видѣть отдѣльныя члены каждой дуги.

Челюстная пара дугъ (небноквадратный и меккелевы хрящи) покрыта на свободной (ротовой) поверхности кожаными окостенѣніями, на которыхъ располагаются зубы. Эти костяныя пластинки загибаются нѣсколько кнаружи и прикрываютъ наружныя части верхнечелюстной и нижнечелюстной дуги (фиг. 155 *Mos*, *Mxos'*, *Dt*). При изслѣдованіи небноквадратной дуги съ поверхности (фиг. 175 *Pq*) можно различить въ ней двѣ части, изъ которыхъ каждая снабжена своимъ рядомъ зубовъ. Обѣ эти части отдѣляются другъ отъ друга только по срединѣ мышцею (фиг. 175 *Mcorg*), проходящею черезъ небноквадратную дугу (*m. adductor mandib-*

bulae). По срединѣ и у сочленовой поверхности онѣ слиты другъ съ другомъ. Наружнюю переднюю часть небноквадратной дуги можно назвать небнымъ хрящемъ (*palatinum* фиг. 175 Pt) заднюю—крыловиднымъ (*pterygoideum* 175 Pt). На небномъ хрящѣ располагается у края отверстія рта рядъ зубовъ, который видѣнъ уже снаружи; такой же рядъ, но съ гораздо меньшимъ количествомъ зубовъ располагается на крыловидномъ хрящѣ. У взрослыхъ осетровъ Паркеръ различаетъ еще *metapterigoideum*, которая вѣроятно образуется вслѣдствіе дальнѣйшаго расчлененія небноквадратнаго хряща, такъ какъ у трехнедѣльныхъ стерлядей этого хряща нѣтъ. Кромѣ двухъ описанныхъ частей, которыя не представляютъ совершенно отдѣльныхъ хрящей, при сочлененіи *palato-quadratum* съ *huo-mandibulare* (*symplecticum*) отъ первой отдѣляется маленькій хрящъ трехъугольной формы, видимый лучше въ профиль, чѣмъ съ поверхности и соотвѣтствующій квадратному хрящу (фиг. 175 Q). *Меккелевъ хрящъ* (фиг. 175 МК) состоитъ изъ двухъ тонкихъ хрящей соединяющихся по срединѣ и покрытыхъ снаружи костяными пластинками снабженными зубами. Последнія располагаются на каждой сторонѣ меккелева хряща, при соединеніи ихъ другъ съ другомъ и здѣсь несутъ по 4 зуба. Костяныя пластинки, по своему положенію соотвѣтствуютъ *os angulare*.

Верхняя часть второй дуги, которую мы обозначили подъ именемъ *huo-mandibulare*, не превращается цѣликомъ въ *huo-mandibulare*, но распадается на двѣ части: верхнюю, (фиг. 175 Нум) которая въ стадіи D имѣетъ уже форму definitiva *huo-mandibulare* (расширена въ видѣ пластинки въ своей средней части) и нижнюю, сочленяющуюся непосредственно съ *palato-quadratum* — *symplecticum* (фиг. 175 Sp). Нижняя часть второй дуги, составляющая собствен-

но подъязычный хрящъ раздѣляется на три части: верхнюю, сочленяющуюся съ *symplecticum*, *interhyale* (фиг. 175 Jh), среднюю (Ch)—*ceratohyale* и нижнюю (Hh)—*hypohyale*. Нижнія члены подъязычной кости стоятъ подъ угломъ къ среднимъ и сочленяются съ переднимъ *corula* (фиг. 174 Cr).

Изъ остальныхъ пяти паръ висцеральныхъ дугъ, превращающихся въ жаберныя дуги, три первыя дуги расчленяются въ общихъ чертахъ совершенно одинаково, двѣ же заднія являются въ видѣ цѣльныхъ хрящевыхъ палочекъ, гораздо меньшихъ, чѣмъ первыя. Первыя двѣ жаберныя дуги дѣлятся на три части: верхнюю—*pharyngobranchiale* (фиг. 174 Phbr), среднюю—*ceratobranchiale* (Ctbr) и *hypobranchiale* (Hbr). Посредствомъ гиобранхіальныхъ члениковъ жаберныя дуги сочленяются съ двумя *corulae*, лежащими по срединѣ брюшной стороны жабернаго аппарата. Первая жаберная дуга отличается отъ остальныхъ тѣмъ, что она снабжена зубами на своихъ фарингобранхіальномъ и гиобранхіальномъ членикахъ. Гиобранхіальный членикъ второй жаберной дуги раздѣляется на двѣ части.

Описанное расчленіе висцеральныхъ дугъ въ стадіи D въ общихъ чертахъ чрезвычайно сходно съ дефинитивнымъ. Отличія отъ послѣдняго заключаются главнымъ образомъ только въ нѣкоторыхъ подробностяхъ, относящихся къ дальнѣйшему дробленію, имѣющему второстепенное значеніе. Расчлененіе дугъ въ такомъ видѣ, какъ оно существуетъ у трехцѣльныхъ стерлядей показываетъ, во всякомъ случаѣ, что и здѣсь оно совершается въ томъ же порядкѣ, какъ у селакій и костистыхъ рыбъ.

Опредѣленіе морфологическихъ отношеній черепа къ другимъ частямъ скелета и главнымъ образомъ къ позво-



вочнику—вотъ задача, которая должна стоять на первомъ планѣ у всякаго, изслѣдующаго развитіе черепа. Разъ будетъ доказано, что въ черепѣ можно различать части гомологичныя позвоночнику и что черепъ представляетъ комплексъ метамеръ подобныхъ позвонкамъ, разомъ становится яснымъ все сложное строеніе черепа различныхъ позвоночныхъ, а разнообразныя формы череповъ могутъ быть подведены подъ видоизмѣненія одного и того же общаго типа. Важность этой проблемы создавалась уже давно, такъ какъ еще въ началѣ нынѣшняго столѣтія явилась попытка приденія строеніе черепа къ типу позвонка. *Гетте* и *Окенъ*, какъ извѣстно, суть творцы такъ называемой позвоночной теоріи черепа. Хотя знаменитая идея этихъ гевіальныхъ мыслителей, развитая *Океномъ* въ его академической программѣ, не имѣла прочныхъ морфологическихъ основаній, такихъ по крайней мѣрѣ, какія требуются въ настоящее время, она тѣмъ не менѣе составляетъ эпоху не только въ исторіи морфологіи черепа, но и въ исторіи морфологіи вообще.

Я не стану приводить здѣсь всей исторіи позвоночной теоріи черепа со времени *Гетте* и *Окена*, такъ какъ это не соотвѣтствуетъ ни плану, ни объему этого сочиненія, и упираюсь въ этомъ отношеніи на классическое сочиненіе *Гегенбаура* (<sup>1</sup>), гдѣ весь ходъ изслѣдованій въ области морфологіи черепа изложенъ прекрасно. *Гегенбауръ* замѣчаетъ совершенно основательно, что критика даже самыхъ прервенцевъ позвоночной теоріи была направлена скорѣе къ граниченію ея, нежели къ дальнѣйшему развитію. Ученые

(<sup>1</sup>) *Gegenbaur. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft. Einleitung.*

раздѣлились по отношенію къ позвоночной теоріи на два лагеря: приверженцевъ и противниковъ ея, а между приверженцами каждый почти прилагалъ эту теорію по своему.

Если *Гете* и *Окену* принадлежитъ идея позвоночной теоріи черепа, то *Ленбауру* безусловно принадлежитъ честь открытія такихъ прочныхъ основаній для этой теоріи, которыя дали ей устойчивую реальную почву. Прежнія основанія позвоночной теоріи заключались главнымъ образомъ въ сходствѣ окостенѣвшихъ частей черепа съ позвонками; первые изслѣдователи, пачиная съ *Окена*, находили въ черепѣ части соотвѣтствующія тѣламъ, дугамъ позвонковъ и ребрамъ. Это наружное сходство, проведенное даже съ такою строгостью, какъ это сдѣлалъ *Оуэнъ*, не представляло однако убѣдительныхъ доказательствъ въ пользу того, что въ отдѣльныхъ частяхъ черепа мы имѣемъ дѣло съ позвонками. Въ черепѣ, ни въ одной изъ стадій его развитія не находится отдѣльныхъ позвонковъ, а равнія стадіи развитія черепа показываютъ напротивъ, что черепъ образуется не изъ отдѣльныхъ частей, соотвѣтствующихъ позвонкамъ. Въ то время, какъ каждый позвонокъ въ позвоночномъ столбѣ является въ видѣ отдѣльнаго хрящеваго зачатка, впоследствии отдѣльно окостенѣвающаго, въ черепѣ мы находимъ одинъ общій зачатокъ для всего черепнаго основанія. Отсюда слѣдуетъ, что, если мы въ основаніи развитаго черепа, состоящемъ въ зародышесвомъ состояніи изъ непрерывныхъ хрящевыхъ зачатковъ и находимъ три отдѣльныя кости, то мы должны разсматривать это расчлененіе черепа какъ результатъ вторичныхъ измѣненій его, а не какъ выраженіе позвоночнаго его состава. Это существенное различіе въ развитіи позвоночника и черепа подрывало позвоночную теорію черепа въ ея фундаментѣ и служило главною причиною того, что большинство анатомовъ допускали, въ то

съ вѣтвякою, значеніе позвонка только для затылочной части черепа и отрицали совершенно такое значеніе для остальныхъ его частей. Даже *Генблуръ* за два года до опубликованія своего сочиненія, служащаго теперь основою метамеріи черепа говоритъ что, „за исключеніемъ затылочнаго сегмента, всѣ остальные отдѣлы черепа происходятъ не изъ позвонковъ“<sup>(1)</sup>.

Выставляя такія важныя опроверженія противъ позвоночной теоріи черепа, морфологи упустили изъ виду отношенія черепа къ другимъ органамъ, находящимся въ головѣ: нервамъ, мышцамъ и кровеноснымъ сосудамъ, отношенія, которыя, какъ оказалось впоследствии, рѣшили вопросъ о строеніи черепа въ пользу метамеріи черепа, а не противъ ея. *Гстенбауру* первому принадлежитъ честь изслѣдованія черепа по отношенію къ черепнымъ нервамъ. Извѣстно, какіе благотворные результаты принесли изслѣдованія *Гстенбаура* для разъясненія метамеріи черепа. *Гстенбауръ* положилъ своимъ изслѣдованіямъ прочное основаніе для раціональнаго изученія черепа въ морфологическомъ отношеніи; онъ доказалъ, что черепъ не представляетъ новообразованія, не имѣющаго ничего общаго съ позвоночникомъ, но что онъ есть видоизмѣненіе тѣхъ же самыхъ частей, которыя являються въ остальной части осевого скелета—въ позвоночникѣ—въ видѣ позвонковъ. *Гстенбауръ* считаетъ, что его гипотеза не стоитъ въ прямомъ соприкосновеніи съ прежнею такъ называемою позвоночною теоріею черепа<sup>(2)</sup>. Съ этимъ вполне согласиться нельзя.

---

<sup>(1)</sup> *Gegenbaur. Grundzüge der vergl. Anatomie 2-te Auflage 1870. стр. 631.*

<sup>(2)</sup> *Gegenbaur. Kopfskelet der Selachier. стр. 304.*

Правда, исходные пункты его изслѣдованія, также какъ и основанія его гипотезы отличаются отъ прежнихъ приѣмовъ изслѣдованія приверженцевъ позвоночной теоріи черепа. Гегенбауръ изслѣдуетъ примордіальный черепъ, основаніе же прежней позвоночной теоріи черепа выходило изъ изслѣдованія готоваго окостенѣвшаго черепа млекопитающихъ животныхъ, у которыхъ отдѣльныя кости могутъ имѣть только наружное сходство съ позвонками, но въ сущности ничего общаго съ ними не имѣютъ. Въ этомъ заключается ихъ ошибка. Главный же результатъ тѣхъ и другихъ изслѣдованій одинъ, такъ какъ *Гегенбауромъ* доказано то же научное положеніе, которое силились доказать, но не доказали основатели позвоночной теоріи черепа.

Для того чтобы показать какъ относятся, сообщенныя нами выше эмбриологическіе факты изъ исторіи развитія черепа стерляди, къ выводамъ, сдѣланнымъ изъ анатомическихъ изслѣдованій примордіальнаго хрящеваго черепа салахій, я считаю нужнымъ вкратцѣ указать на основныя положенія Гегенбауровой теоріи. Гегенбауръ различаетъ въ примордіальномъ черепѣ двѣ части, на которыя было указано нами уже выше: заднюю *вертебральную* и переднюю—*превертебральную*. Границею между обѣими частями служитъ ямка, въ которой лежитъ *infundibulum* и *glandula pituitaria* и которая называется турецкимъ сѣдломъ. *Вертебральный отдѣлъ* черепа представляетъ непосредственно соединеніе съ позвоночникомъ, которое является или только во время развитія черепа и впослѣдствіи нарушается отдѣленіемъ черепа отъ позвоночника (у большинства позвоночныхъ, или же остается на всегда (осетровые ганойды и потидапиды). Въ вертебральномъ отдѣлѣ проходитъ хорда, которая сохраняетъ тѣ же свойства какъ и въ позвоночникѣ: у тѣхъ животныхъ, у которыхъ она окружена въ позвоноч-

никъ скелетородной оболочкой, она также и въ черепѣ окружена такою же оболочкою (селахій), у такихъ животныхъ, у которыхъ находится волокнистая оболочка, какъ у гаюидъ, черепная хорда также имѣетъ волокнистую оболочку. Черезъ вертебральную часть черепа выходятъ черепные нервы, которые по своимъ анатомическимъ свойствамъ и развитію соотвѣтствуютъ спинномозговымъ нервамъ, а по числу соотвѣтствуютъ числу висцеральныхъ дугъ, соединенныхъ съ черепомъ. Изъ этого слѣдуетъ, что вертебральный отдѣлъ черепа, по своему составу и по отношенію къ нервамъ, выходящимъ изъ него, гомодинамиченъ позвоночнику. Выходъ черепныхъ нервовъ и соотвѣстствіе ихъ съ висцеральными дугами указываетъ на то, что вертебральная часть состоитъ изъ слившихся между собою метамеръ, соотвѣствующихъ метамерамъ позвоночника т. е. позвонкамъ. *Превертебральный отдѣлъ* отличается отъ вертебральнаго 1) тѣмъ, что онъ не имѣетъ хорды, слѣдовательно уже по этому не можетъ считаться гомологичнымъ съ послѣднимъ 2) тѣмъ, что черепные нервы, выходящіе изъ него (п. opticus и olfactorius), отличаются по своему происхожденію отъ черепныхъ нервовъ вертебральной части, такъ какъ представляютъ полые выросты мозговыхъ пузырей, не похожіе по происхожденію на корешки спинномозговыхъ нервовъ (<sup>1</sup>). Изъ этого слѣдуетъ, что превертебральная часть черепа отличается отъ вертебральной именно тѣми свойствами, которыя представляютъ главныя основанія гомодинаміи послѣдней съ позвоночникомъ. На этомъ основаніи, только вертебральная часть черепа (отъ задняго конца черепа до турецкаго сѣдла) можетъ быть рассматриваема какъ состоящая изъ соединенныхъ позвоночныхъ метамеръ; превертебральная же часть

---

(<sup>1</sup>) Новыя изслѣдованія Мильнесъ Маршалла не подтверждаютъ прежнихъ взглядовъ на п. olfactorius, какъ на полый выростъ передняго мозга.

не имѣетъ никакихъ непосредственныхъ отношеній къ позвоночнику. *Гегенбауръ* полагаетъ, что она происходитъ черезъ выростаніе передняго конца вертебральной части, происходящее послѣ срастанія метамеръ этой послѣдней <sup>(1)</sup>. Она опирается на то, что превертебральная часть дифференцируется послѣ образованія вертебральной. Мы увидимъ, что этотъ взглядъ совершенно не подтверждается эмбриологическими фактами.

Переходя теперь къ оцѣнкѣ эмбриологическихъ фактовъ съ точки зрѣнія метамеріи черепа, мы отмѣтитимъ сначала выдающіеся факты изъ исторіи развитія черепа стерляди и перейдемъ за тѣмъ къ каждому отдѣлу черепа въ частности. Самый бѣглый обзоръ главныхъ явленій исторіи развитія черепа показываетъ уже, что существенныя положенія *Гегенбауровской* теоріи вполнѣ подтверждаются эмбриологическими фактами. Наиболее выдающіяся явленія развитія черепа могутъ быть выражены въ слѣдующихъ положеніяхъ: 1) Въ примордіальномъ перепончатомъ черепѣ (головныхъ пластинкахъ) можно уже различить двѣ части: заднюю, внутри которой проходитъ хорда, и переднюю, въ которой хорды нѣтъ. Границею между обѣими служитъ такъ называемая средняя черепная перекладина. 2) Хрящевой черепъ происходитъ черезъ сращеніе хрящевыхъ зачатковъ, появляющихся одновременно и отдѣльно другъ отъ друга въ передней и задней части перепончатого черепа. 3) Задняя часть черепа образуется изъ хорды и продолженія зачатковъ дугъ позвоночника, составляющихъ въ черепѣ паракордальные пластинки; передняя часть черепа образуется изъ парныхъ осевыхъ пластинокъ—трабекулъ, орбитальныхъ и этмоидальныхъ хрящей. Трабекулы не имѣютъ генетически

---

<sup>(1)</sup> *Gegenbaur*. Kopfskelet der Selachier etc. стр. 295.

никакого отношенія къ паракордальнымъ пластинкамъ. 4) Одновременно съ появленіемъ нервовъ спиннаго мозга, представляющихъ въ туловищѣ первый признакъ метамеріи скелета, образуются нервы головного мозга и появляются въ количествѣ, соотвѣтствующемъ числу висцеральныхъ дугъ. Соотвѣтствіе это можетъ быть выражено слѣдующей таблицей:

|          |   |
|----------|---|
| 1-я дуга | N. trigeminus                           |
| 2-я —    | N. acustico-facialis                    |
| 3-я —    | 1-я вѣтвь n. vagi (n. glossopharyngeus) |
| 4-я —    | 2-я — n. vagi                           |
| 5-я —    | 3-я — n. vagi                           |
| 6-я —    | 4-я — n. vagi                           |
| 7-я —    | 5-я вѣтвь n. vagi (?).                  |

5. Если образованіе спинномозговыхъ нервовъ представляетъ первый признакъ расчлененія оси туловища на метамеры, и если каждая метамера ограничивается нервными зачатками, то и въ черепѣ части паракордальныхъ пластинокъ, заключающіяся между двумя парами черепныхъ нервовъ, могутъ считаться метамерами. Выходъ черепныхъ нервовъ составляетъ границу между черепными метамерами.

Изъ всѣхъ этихъ положеній выходитъ, что исторія развитія черепа какъ нельзя лучше подтверждаетъ Гегенбауровскую теорію строенія примордіальнаго черепа. Черепъ состоитъ изъ отдѣльныхъ зачатковъ, вполне соотвѣтствующихъ вертебральному, превертебральному и висцеральному отдѣламъ, изъ которыхъ первый и послѣдній представляютъ метамерію сходную съ метамеріей позвоночника; превертебральный же отдѣлъ является въ видѣ особой части черепа, значеніе которой въ смыслѣ ея гомологій мы рассмотримъ нѣсколько ниже.

Послѣ этого общаго обзора развитія мы можемъ перейти къ изслѣдованію каждой изъ названныхъ сейчасъ частей черепа въ отдѣльности. Начнемъ съ вертебральной.

1) О *вертебральной* части черепа вообще мнѣ придется сказать немного, такъ какъ всѣ новѣйшія изслѣдованія въ эмбриологій черепа ведутъ относительно этой части черепа къ совершенно тождественнымъ результатамъ. Всѣми изслѣдованіями доказано, что вертебральная часть черепа образуется какъ продолженіе позвоночника и что она представляетъ метамерное образованіе. Слѣдовательно всѣми изслѣдованіями, большинство которыхъ принадлежатъ *Паркеру*, теорія Гегенбаура доказывается самымъ обстоятельнымъ образомъ. Единственное исключеніе изъ всѣхъ новыхъ работъ по исторіи развитія черепа представляетъ работа *Пуше* о развитіи черепа костистыхъ рыбъ, гдѣ авторъ приходитъ къ заключенію, что весь черепъ состоитъ изъ одного позвонка (<sup>1</sup>). Очевидно, всѣ новѣйшія изслѣдованія въ той области, въ которой работалъ *Пуше*, остались ему неизвѣстны

Хотя черепъ позвоночныхъ животныхъ и состоитъ изъ метамеръ гомодивамичныхъ съ позвонками, но эти метамеры не имѣютъ конечно ни формы позвонковъ, ни частей, характерныхъ для позвонковъ. Всѣ черепныя метамеры слиты вмѣстѣ, составляютъ одну общую хрящевую пластинку, лежащую въ основаніи черепа и ни у одного животнаго не представляютъ ни въ какомъ возрастѣ дискретныхъ частей черепа. Полное сліяніе метамеръ составляетъ отличительную особенность черепа отъ туловищной осевой части

---

(<sup>1</sup>) *P. Pouchet*. Du developpement du squelette des poissons osseux. (Journal de l'anat. 1878.)



скелета т. е. позвоночника, особенность, которая въ сильной степени затрудняетъ изслѣдованіе черепа съ точки зрѣнія его гомологій съ позвоночникомъ. Разсматривая вопросъ объ отношеніи черепа къ позвоночнику съ филогенетической точки зрѣнія, мы можемъ придти относительно происхожденія черепа къ двоякаго рода предположеніямъ, а именно: 1) черепъ развился филогенетически черезъ срастаніе обособленныхъ метамеръ или 2) онъ развился изъ зачатка подобнаго позвоночнику, въ которомъ однако отдѣльныя метамеры другъ отъ друга не отдѣлились. Гегенбауръ<sup>(1)</sup> придерживается перваго изъ этихъ предположеній и прибѣгаетъ для объясненія гомологій черепа и позвоночника къ „срастанію“ (Congreszenz) позвонковъ. Такъ какъ однако такое срастаніе не подтверждается онтогенетически, то Гегенбауръ предполагаетъ, что при развитіи черепа происходитъ перескакиваніе (Überspringen) нѣкоторыхъ раннихъ стадій развитія. Онъ иллюстрируетъ свой взглядъ сравненіемъ развитія черепа въ этомъ отношеніи съ развитіемъ tarsus рептилій и птицъ, изъ которыхъ послѣднія представляютъ по отношенію къ первымъ такое же перескакиваніе раннихъ стадій развитія. Исторія развитія черепа у стерляди дѣлаетъ такое объясненіе метамеріи черепа совершенно излишнимъ. Мы видѣли, что позвоночникъ у этихъ рыбъ состоитъ сначала изъ непрерывныхъ хрящевыхъ пластинокъ, служащихъ общимъ зачаткомъ для цѣлаго ряда дугъ; отдѣленіе позвонковъ или ихъ дугъ другъ отъ друга составляетъ послѣдующее явленіе въ развитіи позвоночника. Ту же первичную стадію развитія представляетъ и черепъ, но только съ тѣмъ различіемъ, что онъ на этой стадіи и останавливается. Изъ этого слѣдуетъ, что развитіе вертебральной части черепа,

---

<sup>(1)</sup> Gegenbaur. Kopfskelet der Selachier стр. 298.

по отношенію къ позвоночнику, представляет не „перескакиванье“ молодыхъ стадій развитія, а скорѣе остановку развитія, зависящую вѣроятно отъ тѣхъ же причинъ, которыя принимаетъ Гегенбауръ для объясненія сращенія позвонковъ т. е. отъ малой относительной подвижности частей черепа сравнительно съ позвонками.

Чтобы покончить съ вертебральною частью черепа намъ надо рѣшить еще одинъ вопросъ, по моему мнѣнію, весьма существенный, но совершенно не рѣшенный ни изслѣдованіями *Гегенбаура*, ни эмбриологическими изслѣдованіями *Паркера* и др., а именно: участвуютъ ли въ образованіи паракордальныхъ пластинокъ (а слѣдовательно и вертебральной части черепа) верхнія и нижнія дуги позвонковъ, или только кавія вибудъ изъ нихъ? *Гегенбауръ* рѣшаетъ этотъ вопросъ въ пользу однѣхъ только верхнихъ дугъ, опираясь главнымъ образомъ на топографическое отношеніе паракордальныхъ пластинокъ къ головному мозгу. Онъ проводитъ аналогію между спинномозговымъ каналомъ туловищаго скелета и черепной коробкой, заключающей центральную нервную систему и говоритъ, что верхнія дуги въ передней и задней части тѣла образуютъ каналъ, заключающій центральную нервную систему, нижнія же дуги въ передней части тѣла (въ головѣ) и въ задней представляютъ различныя отношенія къ сосѣднимъ органамъ. Но Гегенбауру нижнія дуги позвонковъ превращаются въ черепъ въ висцеральныя дуги. Мнѣ кажется, что вопросъ объ участіи позвоночныхъ дугъ въ образованіи вертебральной части черепа требуетъ для рѣшенія не однихъ только анатомическихъ изслѣдованій, но и эмбриологическихъ, такъ какъ путемъ только изученія развитія паракордальныхъ пластинокъ можно придти къ выводамъ относительныхъ морфологическаго значенія. Стерлядь представляетъ для рѣшенія этого вопроса довольно неудоб-

ный объект, такъ какъ у нее нижнія дуги позвонковъ даже въ довольно позднихъ стадіяхъ развитія чрезвычайно мало развиты. Мы видѣли, что даже у трехмѣсячной стерляди, у которой верхнія дуги сходятся надъ спиннымъ мозгомъ, нижнія дуги и въ хвостовой части еще не сходятся своими концами. Въ тѣхъ стадіяхъ, гдѣ происходитъ развитіе черепа, нижнія дуги являются еще въ формѣ маленькихъ трехъугольных пластинокъ. Нижнія дуги отличаются однако отъ верхнихъ своимъ положеніемъ относительно хорды, если мы будемъ держаться этого существеннаго отличительнаго признака верхнихъ и нижнихъ дугъ, то: даже у стерляди можемъ придти къ заключенію, что паракордальные пластинки происходятъ не изъ однихъ только верхнихъ дугъ, но изъ сліянія верхнихъ и нижнихъ. На разрѣзахъ изъ задней части черепа, позади слуховыхъ капсулъ (фиг. 177) мы встрѣчаемъ по обѣимъ сторонамъ хорды хрящевыя пластинки, которыя при основаніи утолщены и загибаются дугообразно вверху. Состоятъ ли эти пластинки изъ однихъ верхнихъ дугъ, или изъ слившихся верхнихъ и нижнихъ? Этотъ вопросъ можетъ быть рѣшенъ, если мы сравнимъ отношеніе этихъ пластинокъ къ хордѣ съ отношеніемъ къ ней же верхнихъ и нижнихъ дугъ въ остальной части позвоночника. Мы видѣли что верхнія дуги въ туловищѣ лежатъ на верхней части хорды у основанія спиннаго мозга; нижнія дуги занимаютъ совершенно такое же положеніе относительно нижней поверхности хорды и лежатъ сбоковъ и сверху аорты. Дугообразныя пластинки задней части черепа, пограничной съ позвоночникомъ, сверху доходятъ до верхней части хорды и основанія мозга, снизу же прилегаютъ къ верхнимъ стѣнкамъ аортическихъ дугъ (корней аорты). Слѣдовательно онѣ занимаютъ такое же положеніе какъ верхнія и нижнія дуги вмѣстѣ, а поэтому должны быть рассматриваемы не иначе, какъ продуктъ сліянія верхнихъ и нижнихъ дугъ.

Для проверки моего взгляда, я изслѣдовалъ способъ образованія паракордальныхъ пластинокъ у другихъ рыбъ: поперечноротыхъ и костистыхъ. Какъ тѣ, такъ и другія представляютъ въ этомъ отношеніи объекты гораздо болѣе убѣдительныя чѣмъ стерлядь, такъ какъ у нихъ нижнія дуги болѣе развиты, чѣмъ у послѣдней. Объ этомъ я надѣюсь сообщить въ другомъ мѣстѣ.

Я остановился на отношеніяхъ паракордальныхъ пластинокъ къ позвоночнымъ дугамъ потому, что отъ правильнаго взгляда на паракордальныя пластинки зависитъ также и правильный взглядъ на другія части черепа, а также и на отношенія черепа къ скелету туловища. Къ этимъ отношеніямъ мы еще вернемся, когда будемъ говорить о висцеральныхъ дугахъ.

2) *Превертебральная* часть черепа является въ эмбриональномъ состояніи въ видѣ нѣсколькихъ отдѣльныхъ хрящей, изъ которыхъ трабекулы составляютъ наиболѣе значительныя и морфологически наиболѣе важныя зачатки этой части черепа. Относительно гомологіи трабекулъ съ другими частями скелета существуетъ въ настоящее время два взгляда. Первый изъ этихъ взглядовъ былъ высказанъ *Паркеромъ* <sup>(1)</sup> и *Гёксли* <sup>(2)</sup> заключается въ томъ, что трабекулы гомологичны глоточнымъ дугамъ и представляютъ переднюю пару глоточныхъ дугъ. *Паркеръ*, которому мы главнымъ образомъ обязаны самыми обстоятельными изслѣдованіями черепа позвоночныхъ, принадлежалъ къ числу ревностныхъ защитниковъ этого взгляда. Въ послѣднее время онъ

---

<sup>(1)</sup> *Parker et Bettany*. The Morphology of the skull стр. 337.

<sup>(2)</sup> *Huxley*. On the structure of the skull and of the hearth of *Metobranchus* (Proc. of the zoological society of London 1874) и Journ. of Anat. and Phys. T. X. стр. 417.

отказался отъ него и сталъ во главѣ другаго, по которому трабекулы признаются за осевыя части скелета и относятся къ одной категоріи съ паракордальными пластинками. Для того, чтобы отнестись критически къ этимъ взглядамъ я приведу почти дословно главные мотивы, по которымъ *Паркеръ* считаетъ единственно возможнымъ причисленіе трабекулъ къ одной категоріи съ паракордальными. Эти мотивы слѣдующіе <sup>(1)</sup>: 1) trabeculae какъ и parachordalia растутъ на днѣ черепа 2) trabeculae сростаются, растутъ вмѣстѣ съ parachordalia и обусловливаютъ ростъ дна черепа 3) trabeculae, разростаясь, образуютъ боковыя стѣнки передней части черепа такъ точно, какъ паракордалии образуютъ боковыя стѣнки задней части его 4) нервы выходятъ также точно черезъ трабекулярныя стѣнки, какъ и черезъ окципитальныя. Отсюда *Паркеръ* заключаетъ, что трабекулы соотвѣтствуютъ, также какъ и паракордальныя пластинки, неуральнымъ частямъ скелета (неурапофизамъ?) <sup>(2)</sup> и затѣмъ прибавляетъ: „кажется невозможно возражать противъ того заключенія, что trabeculae и parachordalia должны быть отнесены къ одной категоріи“ (loc. cit. стр. 337). Къ такимъ же выводамъ и на такихъ же основаніяхъ приходитъ и *Келликеръ* <sup>(3)</sup>; доказательствомъ своего взгляда онъ выставляетъ только то, что трабекулы „представляютъ передній конецъ основанія черепа“. *Гегенбауръ* <sup>(4)</sup>, съ взглядомъ котораго на превертебральную часть

<sup>(1)</sup> Philos. Transactions vol. 163.

<sup>(2)</sup> Тоже мнѣніе высказано у *Гетте*, который считаетъ трабекулы за переднія верхнія дуги, принявшія горизонтальное вмѣсто вертикальнаго (Entw. der Unke стр. 629).

<sup>(3)</sup> *Kölliker*. Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. 2-te Auflage стр. 439.

<sup>(4)</sup> *Gegenbaur*. Kopfskelet der Säugetier стр. 295.

черепу мы познакомились выше, полагаетъ, что эта часть черепа образовалась черезъ выростаніе вертебральной въ видѣ непрерывнаго хряща. При этомъ онъ замѣчаетъ, что на самомъ дѣлѣ, онтогенетически, превертебральная часть дифференцируется послѣ вертебральной. Это заключеніе неосновательно, такъ какъ въ послѣдствіе эмбриологическія работы *Паркера* надъ развитіемъ черепа хвостатыхъ и безхвостыхъ амфибій<sup>(1)</sup> показали, что трабекулы (т. е. превертебральная часть черепа) могутъ образоваться гораздо раньше паракордалій (вертебральной части черепа).

Разсматривая доводы *Паркера* и *Бэттани* и *Келликера*, не трудно не замѣтить, что они обходятъ самый существенный пунктъ сходства трабекулъ съ висцеральными дугами: способъ образованія ихъ и отношеніе ихъ, до срастанія, къ вертебральной части черепа. Всѣ доказательства аксіальнаго происхожденія трабекулъ относятся уже къ болѣе поздней стадіи ихъ развитія, когда онѣ теряютъ свой прежній характеръ. Что трабекулы срастаются, что онѣ образуютъ основную и боковыя стѣнки черепа, что изъ нихъ выходятъ нервы также какъ изъ вертебральной части черепа, все это такіе признаки, которые не доказываютъ непосредственно, что трабекулы не могутъ быть признаны за гомологи висцеральныхъ дугъ. Срастаніе трабекулъ, образованіе изъ нихъ основной и боковыхъ стѣнокъ передней части черепа и выходъ изъ нихъ нервовъ,—все это вторичныя явленія, которыя могли явиться какъ результаты приспособленія передней пары висцеральныхъ дугъ. Этими явленіями нисколько не доказывается, что филогенетически передняя часть черепа не

---

(<sup>1</sup>) On the Structure and Develop. of the Skull in the Batrachia (Philos. Transactions vol. 166); On the Struct. and Develop. of the Skull in the Urodelous Amphibia (Philos. Trans. vol. 167).

могла развиться изъ измѣненныхъ и приспособленныхъ висцеральныхъ дугъ. Въ черепѣ находятся же этмоидальныя и орбитальныя хрящи, которые составляютъ также, какъ и трабекулы, стѣнки черепа, черезъ которые проходятъ нервы, но тѣмъ не менѣе они не могутъ быть отнесены къ аксіальнымъ частямъ черепа. Въ настоящее время, благодаря тому, что сравнительная эмбриологія черепа изслѣдована довольно обстоятельно, мнѣ кажется, существуютъ довольно вѣскіе доводы въ пользу висцеральнаго значенія трабекулъ. Прежде однако, чѣмъ мы перейдемъ къ фактамъ подтверждающимъ висцеральную теорію трабекулъ, я считаю нужнымъ привести нѣкоторые доводы противъ аксіального ихъ значенія.

Сравнивая развитіе трабекулъ съ парахордальными пластинками, нельзя не замѣтить весьма существенной разницы между обѣими,—разницы, которая едва ли допускаетъ возможность гомологіи между обѣими этими зачатками черепа. Парахордальныя пластинки составляютъ вмѣстѣ съ хордою настоящія метамерныя образованія, соотвѣтствующія метамерамъ позвоночника и представляющія комплексъ сросшихся позвонковъ. Сходство ихъ съ позвоночникомъ въ извѣстныя стадіи развитія, какъ мы видѣли выше, доказывалось не только непрерывнымъ соединеніемъ ихъ съ позвоночникомъ, но и соотвѣтственными измѣненіями хорды и одинаковымъ отношеніемъ къ нервамъ. Трабекулы же являются въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, не имѣющихъ никакого отношенія къ хордѣ. Если мы примемъ во вниманіе, что значеніе, которое имѣютъ парахордальныя пластинки, выводится именно изъ отношенія ихъ къ хордѣ, то изъ одной только разницы въ отношеніяхъ парахордальныхъ пластинокъ и трабекулъ къ хордѣ должны будемъ придти къ заключенію объ отсутствіи гомологіи между этими двумя

зачатками черепа. Далѣе, трабекулы образуются какъ совершенно самостоятельныя хрящевыя образованія, не имѣющія ни по времени, ни по мѣсту своего образованія никакого отношенія къ паракордальнымъ пластинкамъ. Связь трабекулъ съ паракордальными пластинками есть вторичное явленіе, также какъ и срастаніе трабекулъ для образованія передней части черепа. Мы видѣли, что у нѣкоторыхъ животныхъ (напр. у амфибій) трабекулы являются въ такое время, когда паракордальїи еще не существуетъ, между тѣмъ у тѣхъ же амфибій, какъ увидимъ дальше, время появленія трабекулъ и форма ихъ вполне согласуется съ временемъ появленія и формой висцеральныхъ дугъ. Наконецъ, главный аргументъ въ пользу аксіального и противъ висцерального значенія трабекулъ: срастаніе ихъ для образованія передней части черепа теряетъ свою убѣдительность, если мы обратимъ вниманіе на то, что это срастаніе далеко не свойственно трабекуламъ всѣхъ животныхъ. Давно уже было извѣстно, что у змѣй трабекулы остаются въ видѣ хрящевыхъ пластинокъ въ полномъ развитомъ черепѣ. Этотъ фактъ подтвержденъ и новыми изслѣдованіями *Паркера* надъ развитіемъ и строеніемъ черепа *Tropidonotus natrix* <sup>(1)</sup>. Такимъ образомъ у змѣй трабекулы даже и въ взросломъ состояніи сохраняютъ свои примитивныя свойства. Еще въ большей степени это примитивное строеніе трабекулъ сохраняется у многихъ *Urodela*, напр. у протея <sup>(2)</sup>, гдѣ трабекулы на всемъ своемъ протяженіи сохраняютъ ту форму и положеніе, которое встрѣчается только въ эмбрио-

---

<sup>(1)</sup> *Parker*. On the structure and developm. of the skull in the common snake (Philosoph. Transactions 1878).

<sup>(2)</sup> *Parker*. On the structure and developm. of the skull in the Urodelous Amphibia (Philos. Trans. 1876 vol. 167); также *Parker et Bettauy* loc. cit. стр: 129.



нальномъ состояніи другихъ животныхъ. Онѣ отличаются отъ эмбриональных трабекулъ тѣмъ, что въ задней своей части окостенѣваютъ на незначительномъ протяженіи, что конечно имѣетъ второстепенное морфологическое значеніе. Изъ этихъ примѣровъ видно, что образованіе стѣнъ передней части черепа не составляетъ несомнѣнное свойство трабекулъ и что трабекулы могутъ сохранять и въ взросломъ состояніи свою эмбриональную форму, которая, прибавимъ, имѣетъ много общаго съ формою висцеральныхъ дугъ.

И такъ, общимъ признакомъ для трабекулъ и паракордальныхъ пластинокъ остается только одно осевое положеніе ихъ въ черепѣ, такъ какъ образованіе ихъ, отношеніе въ хордѣ и наконецъ даже роль ихъ въ образованіи черепа представляютъ у разныхъ позвоночныхъ существенныя отличія. Въ послѣднее время *Мильнесъ Маршалль* высказалъ взглядъ на трабекулы вполне согласный съ Паркеровскимъ, но отличающійся тѣмъ, что трабекулы не представляютъ ни гемальныхъ, ни нейральныхъ дугъ („the trabeculae cranii ..... must be regarded as axial structures, and not as arches, whether neural or haemat“. *Morphology of the vertebrate olfactory organ. Quar. Journ. of. microsc. Science July 1879 стр. 339*). Этотъ взглядъ правильнѣе Паркеровскаго уже потому, что не предпрѣшаетъ гомологіи трабекулъ съ паракордаліями, основывается на одномъ только признакѣ трабекулъ, именно на ихъ осевомъ положеніи. За то съ другой стороны такое опредѣленіе трабекулъ мало и разъясняетъ ихъ природу, и вопросъ о трабекулахъ, по отношенію ихъ къ метамерамъ черепа, остается попрежнему совершенно не выясненнымъ. Трабекулы получаютъ съ точки зрѣнія этой теоріи исключительное значеніе между другими частями черепа; онѣ являются новообразованіями, которыя съ метамерами черепа ничего общаго не имѣютъ. Уже *à priori* съ этимъ взглядомъ трудно помирить-

ся, такъ какъ опъ не объясняетъ значенія трабекулъ и въ сущности только прикрываетъ наше незнаніе о нихъ. Поэтому для болѣе объективнаго сужденія о трабекулахъ намъ надо еще изслѣдовать отношеніе ихъ къ другимъ частямъ черепа, и главнымъ образомъ къ висцеральнымъ дугамъ.

Отношеніе трабекулъ къ висцеральнымъ дугамъ у большинства животныхъ вѣсколько затемняется отношеніями ихъ къ паракордаліямъ. У такихъ животныхъ (у рыбъ наприм.), гдѣ паракордаліи являются одновременно съ трабекулами и висцеральными дугами, задніе концы трабекулъ соединяются съ паракордаліями. Такого отношенія висцеральныхъ дугъ къ паракордаліямъ мы не встрѣчаемъ ни у одного животнаго. Висцеральныя дуги сочленяются или съ слуховыми капсулами какъ напр. 2-я, 3-я и 4-я дуги стерляди (за исключеніемъ челюстной дуги, которая лежитъ впереди слуховыхъ капсулъ), или же подходятъ къ переннымъ позвонкамъ, напр. заднія висцеральныя дуги селяхій. Это различіе въ отношеніяхъ трабекулъ и висцеральныхъ дугъ весьма существенно и говоритъ конечно противъ гомологіи трабекулъ съ висцеральными дугами, но оно не постоянно для всѣхъ позвоночныхъ животныхъ. У тѣхъ животныхъ у которыхъ паракордаліи образуются послѣ трабекулъ, послѣднія сочленяются вполнѣдствіи непосредственно съ слуховыми капсулами напр. у *Urodela* и *Batrachia*. Правда, у нихъ трабекулы лежатъ сначала по обѣимъ сторонамъ передняго конца хорды, но и сочлененія висцеральныхъ дугъ съ слуховыми капсулами развивается также постепенно, и у амфибій 2-я пара висцеральныхъ дугъ (подъязычная) сначала не имѣетъ никакого отношенія къ слуховымъ капсуламъ. Гораздо важнѣе, чѣмъ приведенный сейчасъ случай сочлененія трабекулъ у *Urodela*, является тотъ фактъ, что у *Proteus* и въ взросломъ состояніи трабекулы

непосредственно соприкасаются съ слуховыми капсулами такъ точно, какъ и первая и вторая висцеральныя дуги (<sup>1</sup>), которыя образуютъ съ капсулами сочлененіе. Черепъ протея представляетъ вообще въ высшей степени замѣчательныя отношенія трабекулъ къ висцеральнымъ дугамъ и къ паракордалиямъ, отношенія, которыя весьма краснорѣчиво говорить въ пользу висцеральной гипотезы трабекулъ. Достаточно взглянуть на обнаженный отъ покровныхъ костей черепъ *Proteus* (Parker loc. cit. Таб. 28 фиг. 1—5), чтобы убѣдиться въ поразительномъ сходствѣ трабекулъ съ висцеральными дугами, какъ относительно формы, такъ и относительно положенія ихъ въ черепѣ. Конечно, *Proteus* не можетъ быть разсматриваемъ какъ основной типъ, выходя изъ котораго мы могли бы уяснить организацію формъ болѣе развитыхъ въ морфологическомъ отношеніи, но это не исключаетъ возможности, чтобы черепъ его, какъ и другихъ амфибій, не представлялъ бы болѣе примитивныхъ отношеній, чѣмъ черепъ рыбъ. Напротивъ, въ настоящее время имѣются доказательства въ пользу примитивности эмбриональных формъ черепа амфибій сравнительно съ болѣе низкими формами позвоночныхъ напр. рыбами. Гексли (<sup>2</sup>), на основаніи сравненія черепа *Petromyzon* и черепа головастика лягушки, пришелъ къ тому выводу, что обѣ эти формы череповъ могутъ быть чрезвычайно легко подведены подъ одну общую шему. Черепъ циклостомъ мы можемъ съ полнымъ правомъ считать за самую примитивную черепную форму, какую мы имѣемъ между живущими теперь позвоночными. Въ черепѣ *Muxinoid* суще-

---

(<sup>1</sup>) *Parker*. Skull in Urodelous Amphibia (Phil. Trans. 167 1876).

(<sup>2</sup>) *Huxley*. The nature of craniofacial apparatus of *Petromyzon* (Journ. of Anat. and. Phys. X).

ствують отдѣльныя трабекулы. Изъ этого видно, что тѣ особенности черепа, которыя мы встрѣчаемъ у амфибій въ личиночномъ состояніи и у *Proteus* въ взросломъ, могутъ быть съ полнымъ правомъ разсматриваемы какъ примитивныя особенности, свойственныя родоначальникамъ позвоночныхъ животныхъ. Отсюда слѣдуетъ, что при общихъ выводахъ относительно строенія черепа мы, не опасаясь впасть въ ошибку, можемъ опираться на факты, относящія къ развитію черепа амфибій. Изъ этихъ фактовъ я укажу здѣсь только на два: на одновременное образованіе трабекулъ и висцеральныхъ дугъ и на образованіе паростозныхъ областей, соответственныхъ трабекуламъ.

Выше уже было сказано, что въ некоторыхъ случаяхъ трабекулы появляются раньше паракордалій и что такой случай имѣетъ мѣсто у амфибій. Какъ у хвостатыхъ такъ и у безхвостыхъ амфибій<sup>(1)</sup> первыми (по времени) частями скелета являются висцеральныя дуги и трабекулы. Тѣ и другія имѣютъ форму совершенно сходную, и *Паркеръ* самъ говоритъ, что трабекулы отличаются отъ висцеральныхъ дугъ только своимъ направленіемъ впередъ. Какъ трабекулы, такъ и висцеральныя дуги представляютъ неразчлененныя хрящевыя пластинки. Такую форму головнаго скелета, состоящую только изъ парныхъ хрящевыхъ пластинокъ представляетъ черепъ головастика близкаго къ вылупленію. Впослѣдствіе, конечно, отношенія этихъ хрящей другъ къ другу измѣняется; но для насъ важенъ тотъ фактъ, что трабекулы въ моментъ своего образованія сходны

(<sup>1</sup>) *Parker*. On the development of the skull in common Frog (*Trans.* vol. 164); On the devel. of the skull in the Batrachia (тамъ же vol. 166) и On the devel. of the skull in the Urodelous Amphibia (тамъ же vol. 167).

висцеральными дугами; разница въ направленіи ихъ въ рости заключается въ томъ, что трабекулы растутъ передними концами впередъ, остальные же дуги внизъ. Эта разница можетъ быть объяснена тѣмъ, что трабекулы лежатъ впереди отверстія рта, висцеральныя дуги—позади его.

Это сходство трабекулъ съ висцеральными дугами продолжается и въ дальнѣйшихъ стадіяхъ развитія черепа. Въ довольно ранней стадіи развитія у амфибій появляются паростозныя окостенѣнія, соотвѣтствующія висцеральнымъ дугамъ. Такимъ образомъ по ходу Меккелева хряща у аксолюти образуется двѣ пары костяныхъ пластинокъ, вооруженныхъ зубами. Одновременно съ появленіемъ этихъ пластинокъ, по ходу трабекулъ образуются такія же пластинки, въ количествѣ двухъ паръ, изъ которыхъ передняя лежитъ на разѣ на переднемъ концѣ трабекулъ, задняя слѣдуетъ за первой. Первая пара пластинокъ составляетъ зачатокъ сошника, вторая—зачатокъ небныхъ костей; эта послѣдняя въ послѣдствіи растетъ назадъ и въ стороны и прикрываетъ хрящи. Отношеніе парнаго сошника и парныхъ небныхъ костей къ трабекуламъ совершенно тоже, какъ и отношеніе окостенѣній на другихъ висцеральныхъ дугахъ къ этимъ дугамъ. Поэтому развитіе сошника и небныхъ костей на трабекулахъ составляетъ весьма вѣское доказательство въ пользу висцеральной гипотезы трабекулъ. Зубы у рыбъ и амфибій образуются главнымъ образомъ, даже можно сказать исключительно, по ходу висцеральныхъ дугъ. Въ другихъ мѣстахъ паростозныя окостенѣнія не имѣютъ зубовъ. Единственное исключеніе въ этомъ отношеніи представляетъ парасфеноидъ, который у нѣкоторыхъ рыбъ и у некоторыхъ амфибій снабженъ довольно большимъ количествомъ зубовъ, и такъ какъ парасфеноидъ образуется какъ подъ трабекулами, такъ и подъ паракордальными пластинками,

то присутствіе на немъ зубовъ могло-бы служить опроверженіемъ указаннаго значенія зубныхъ пластинокъ по ходу трабекулъ. Въ настоящее время, благодаря прекраснымъ изслѣдованіямъ *Видерсгейма* <sup>(1)</sup> значеніе парасфеноидальныхъ зубовъ, по крайней мѣрѣ для амфибій, выяснилось. Хотя эти зубы и сидятъ на особой пластинкѣ, образовавшейся вѣроятно черезъ сліяніе ихъ, но эта пластинка не имѣетъ никакаго отношенія къ парасфеноиду; она только прилегаетъ къ нему. По всей вѣроятности, то же отношеніе парасфеноидальныхъ зубовъ обнаружится при болѣе подробномъ изслѣдованіи и относительно рыбъ. Если мы на этомъ основаніи примемъ парасфеноидальныя зубы за вторичное образованіе, не имѣющее отношенія къ первичнымъ паростознымъ окостенѣніямъ, то развитіе зубовъ въ полости рта остается характернымъ только для висцеральныхъ дугъ; слѣдовательно появленіе зубныхъ пластинокъ (*vomer* и *palatinum*) на трабекулахъ получаетъ чрезвычайно важное значеніе для висцеральной гипотезы трабекулъ. Небныя костяныя пластинки въ послѣдствіи переходятъ на небныя хрящи; пластинки же сошника остаются на трабекулахъ, и у *Proteus* въ взросломъ состояніи отношеніе сошника къ трабекуламъ остается тоже, какъ и у хвостатыхъ амфибій въ эмбриональномъ.

Отношеніе сошника къ частямъ примордіальнаго черепа до настоящаго времени гораздо менѣе выяснено, чѣмъ отношеніе другихъ паростозныхъ образованій. Обыкновенно *vomer* причисляется къ этмоидальной области черепа и рассматривается какъ эктосмодъ въ этой области. Такого взгляда нисколько не противорѣчитъ выводамъ сдѣланнымъ нами,

---

<sup>(1)</sup> *Wiedersheim*. *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus* Genua. 1873 стр. 111—114; *Das Kopfskelet der Urodelen* (Morphol Jahrbuch. Bd. III стр. 526.

на основаніи которыхъ мы рассматривали *voomer* какъ окостенѣніе, принадлежащее къ одной категоріи съ небными, крыловидными и проч. окостенѣніями на жаберныхъ дугахъ, такъ какъ этмоидальная область также образуется изъ переднихъ частей трабекулъ. Если мы будемъ смотрѣть на сошникъ, какъ на паростозное окостенѣніе, соотвѣтствующее трабекуламъ и равнозначущее такимъ же окостенѣніямъ на другихъ жаберныхъ дугахъ, то мы можемъ объяснить различія въ строеніи сошника у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Извѣстно, что сошникъ является въ видѣ парныхъ, или непарныхъ костей. Парнымъ его встрѣчаютъ у амфибій и нѣкоторыхъ рептилій (ящерицы и змѣи), непарнымъ—у рыбъ, черепахъ, птицъ и млекопитающихъ. До сихъ поръ, къ сожалѣнію, не было сдѣлано попытки объяснить причину такого различія въ строеніи сошника, а между тѣмъ простое сопоставленіе формы сошника съ развитіемъ трабекулъ можетъ дать, мнѣ кажется, ключъ къ объясненію. Парный сошникъ мы встрѣчаемъ у такихъ животныхъ, у которыхъ доказано существованіе парныхъ трабекулъ въ взросломъ состояніи (хвостатыя амфибіи и змѣи), или у близко стоящихъ къ нимъ формамъ (безхвостыя амфибіи и ящерицы). Непарный сошникъ встрѣчается у такихъ формъ, у которыхъ трабекулы рано срастаются (рыбы, птицы, млекопитающія) для образованія основанія передней части черепа. Слѣдовательно, если трабекулы срастаются въ одну непарную пластинку, то и сошникъ является непарнымъ, если онѣ сохраняютъ свою примитивную форму т. е. являются парными, то и сошникъ будетъ также парнымъ. Эти факты до такой степени краснорѣчиво говорятъ въ пользу зависимости сошника отъ трабекулъ, что не требуютъ дальнѣйшихъ поясненій и, мнѣ кажется, мы вполне вправе смотрѣть на сошникъ, какъ на паростоз-

ное <sup>(1)</sup> окостенѣніе, соотвѣтствующее трабекуламъ и равнзначущее съ паростозными окостенѣніями другихъ висцеральныхъ дугъ.

Резюмируя все сказанное здѣсь о трабекулахъ, мы видимъ, что 1) сходство трабекулъ съ осевою частью черепа: паракордаліями, выражается только въ осевомъ ихъ положеніи; отношенія же ихъ къ хордѣ, время ихъ образованія и наконецъ, дальнѣйшія измѣненія у нѣкоторыхъ животныхъ представляютъ существенныя отличія 2) сходство трабекулъ съ висцеральными дугами выражается: одновременнымъ ихъ происхожденіемъ, сходствомъ ихъ зачатковъ у нѣкоторыхъ животныхъ (амфибій), въ нѣкоторыхъ случаяхъ сходнымъ отношеніемъ ихъ къ слуховымъ капсуламъ (Proteus) и появленіемъ соотвѣтствующихъ окостенѣній, аналогичныхъ окостенѣніямъ на висцеральныхъ дугахъ. Сравнивъ факты, говорящіе въ пользу гомологіи трабекулъ съ паракордаліями, съ тѣми, которые говорятъ въ пользу гомологіи ихъ съ висцеральными дугами, я думаю перевѣсъ всегда останется на сторонѣ послѣднихъ и, на этомъ основаніи, мы имѣемъ право разсматривать трабекулы какъ части черепа, гомологичныя висцеральнымъ дугамъ.

3. *Висцеральныя дуги* представляютъ чрезвычайно важныя части для метамеріи черепа, такъ какъ онѣ по количеству соотвѣтствуютъ черепнымъ нервамъ и являются вслѣдствіе этого единственными дискретными представителями черепныхъ метамеръ. Развитіе хрящевыхъ висцеральныхъ дугъ и отношеніе ихъ къ черепнымъ нервамъ было уже

---

<sup>(1)</sup> Я называю сошникъ паростознымъ окостенѣніемъ, а не актознымъ на томъ основаніи, что онъ, хотя и лежитъ не непосредственно подъ хрящевыми трабекулами, а нѣсколько впередъ ихъ, но совершенно соотвѣтствуетъ положенію трабекулъ.



разсмотрѣно выше; теперь намъ остается разсмотрѣть и оцѣнить добытые наблюдениемъ факты, для того чтобы опредѣлить отношеніе висцеральныхъ дугъ къ другимъ частямъ скелета.

Мы видѣли, что у стерляди существуетъ 7 паръ висцеральныхъ дугъ, которымъ соотвѣтствуютъ нервы: *trigeminus*, *acustico-facialis* и пять паръ вѣтвей *n. vagi* (1-я вѣтвь—*n. glossopharyngeus*). Всѣ эти дуги располагаются позади отверстія рта, за исключеніемъ верхнечелюстного отростка первой дуги, который лежитъ впереди отверстія рта. Въ послѣднее время *Паркеръ* <sup>(1)</sup> и *М. Маршалль* <sup>(2)</sup>, первый на основаніи своихъ изслѣдованій надъ черепахами, второй—надъ рыбами, принимаютъ, кромѣ дугъ и сегментовъ, лежащихъ позади отверстія рта, еще сегменты впереди рта. Они различаютъ преоральные и посторальные дуги, отдѣленные другъ отъ друга соотвѣтственными жаберными щелями и имѣющія соотвѣтственные черепные нервы. Такимъ образомъ передній отдѣлъ головы, превращенный, по мнѣнію этихъ ученыхъ, представляетъ также метамерную часть черепа, состоящую изъ нѣсколькихъ сегментовъ или метамеръ. Въ преоральной части *Паркеръ* и *М. Маршалль* различаютъ два сегмента: *ольфакторный*, соотвѣтствующую щель котораго составляютъ обонятельныя ноздри, а нервъ—*n. olfactorius*; *лакримальный*—съ соотвѣтствующимъ нервомъ—*n. oculomotorius*. Что касается преоральныхъ сегментовъ, то я не буду входить здѣсь въ подобное обсужденіе ихъ, такъ какъ у стерлядей я ихъ не

---

<sup>(1)</sup> *Parker*. On the Developm. of the skull and its Nerves in the Green Turtle (Proc. Royal soc. 1879).

<sup>(2)</sup> *M. Marshall*. Morph. of the olfactory organ (Quart Journ. July. 1879).

наблюдавъ; другихъ рыбъ я въ этомъ отношеніи не изслѣдовалъ. Я замѣчу только, что преоральные сегменты во всякомъ случаѣ не могутъ быть поставлены наряду съ посторальными, такъ какъ они отличаются и по способу своего образованія и по отношенію къ вертебральной части черепа. Висцеральные щели преоральныхъ сегментовъ, если за таковыя мы будемъ принимать обонятельныя ямки и лакримальный желобокъ, по способу своего образованія, не имѣютъ ничего общаго съ щелями посторальныхъ сегментовъ. Последнія образуются какъ выросты (*diverticula*) пищеварительнаго канала, которыя подходятъ къ верхнему зародышевому листу и здѣсь, срастаясь съ нимъ, открываются наружу; въ преоральныхъ же щеляхъ мы видимъ только углубленія верхняго листа. Что касается отношенія къ вертебральной части черепа, то преоральные сегменты не имѣютъ съ последней никакой связи. Поэтому, если отношенія первыхъ къ обонятельной и лакримальной ямкамъ и указываютъ на нѣкоторую гомологію этихъ ямокъ съ висцеральными щелями, то во всякомъ случаѣ развитіе преоральныхъ дугъ представляетъ существенныя различія сравнительно съ посторальными, что служитъ важнымъ доводомъ противъ гомологіи этихъ сегментовъ другъ къ другу. Для того, чтобы принять такую гомологію, а слѣдовательно и принять, что преоральныя дуги нѣкогда были вполне сходны съ посторальными мы должны допустить весьма существенныя измѣненія въ первыхъ, измѣненія, которыя повлекли за собою полное отдѣленіе преоральныхъ дугъ отъ вертебральной части и своеобразный способъ образованія висцеральныхъ щелей.

Между преоральными и оральными сегментами *М. Маршалъ* <sup>(1)</sup> ставитъ оральный сегментъ, за который онъ принимаетъ челюстную дугу и рассматриваетъ ее какъ двѣ дуги: максиллярную (верхнечелюстную) и мандибулярную (нижнечелюстную). Отверстіе рта представляетъ щель, заключающуюся между этими двумя дугами. Этотъ взглядъ, мнѣ кажется, не совсѣмъ вяжется съ фактами, которые известны относительно развитія верхнечелюстныхъ и нижнечелюстныхъ хрящей у низшихъ позвоночныхъ животныхъ. У гавиондъ и у селахий верхнечелюстные и нижнечелюстные хрящи появляются сначала въ видѣ одного общаго хряща, составляющаго первую висцеральную хрящевую дугу. Впослѣдствіи, этотъ хрящъ, какъ мы видѣли, дѣлится на двѣ части: небноквадратный и Меккелевъ хрящъ (см. фиг. 153 и 154). Если развитіе стерляди и селахий сохраняетъ болѣе примитивный характеръ сравнительно съ развитіемъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ верхнія и нижнія челюстныя дуги образуются отдѣльно, то существованіе одного общаго зачатка для верхней и нижней челюсти стерлядей и селахий довольно рѣзко противорѣчитъ взгляду Паркера и Маршалля. Отверстіе рта, дѣйствительно, образуется совершенно аналогично съ жаберными щелями и, на основаніи развитія, мы въ правѣ считать его гомологомъ жаберной щели, но изъ этого не слѣдуетъ чтобы оно было ограничено спереди и сзади (или сверху и снизу) отдѣльными дугами. Если мы не будемъ принимать такъ называемыхъ преоральныхъ сегментовъ, то отверстіе рта будетъ представлять тогда крайнюю висцеральную щель, нѣсколько смѣщенную сбоковъ книзу и это смѣщеніе можетъ намъ

---

<sup>(1)</sup> loc. cit. стр. 334.

служить достаточнымъ объясненіемъ своеобразнаго расчлененія челюстной дуги на верхнюю и нижнюю челюстные дуги. Я думаю, что при такомъ взглядѣ намъ незачѣмъ будетъ прибѣгать къ разъясненіямъ, идущимъ въ разрѣзъ съ эмбриологическими фактами.

Что касается вопроса: какимъ частямъ туловищаго скелета соотвѣтствуютъ висцеральныя дуги? то отвѣтомъ на этотъ вопросъ служить гипотеза Гегенбаура, на основаніи которой онъ полагаетъ, что висцеральныя дуги суть гомологи нижнихъ дугъ и реберъ. Онъ говоритъ однако <sup>(1)</sup>, что полной гомодинаміи между ребрами и висцеральными дугами нельзя найти, но нельзя отрицать, что между обоими образованіями существуетъ гомологія, и отношенія (морфологическія) свойственныя ребрамъ свойственны также и висцеральнымъ дугамъ. Для того, чтобы ориентироваться въ этомъ вопросѣ, надо припомнить главные первичные процессы развитія головы. Мы видѣли, что въ зачаткѣ головы можно различить двѣ части: центральную, въ которой находится головной мозгъ, окруженный головными пластинками и периферическую, составляющую глоточныя пластинки. Сначала обѣ эти части рѣзко отдѣлены другъ отъ друга; впослѣдствіи, когда голова поднимается надъ поверхностью яйца и глоточныя пластинки ложатся вертикально, граница эта ступеневывается. Тѣмъ не менѣе можно легко убѣдиться, что изъ центральной части развивается собственно черепная коробка, изъ периферической — висцеральныя дуги. Такъ какъ, кромѣ того, хондрификація въ обѣихъ этихъ частяхъ черепа идетъ независимо другъ отъ друга, то изъ этого выходитъ, что висцеральныя хрящевыя дуги

---

(<sup>1</sup>) *Gegenbaur*. Kopfskelet der Selachier etc стр. 256.

образуются отдѣльно отъ черепа. Если мы сравнимъ развитіе нижнихъ дугъ въ позвоночникѣ съ развитіемъ висцеральныхъ дугъ, то увидимъ, что послѣднія, образуясь отдѣльно отъ паракордалій (соотвѣтствующихъ дугамъ), представляютъ такія значительныя отличія отъ нижнихъ дугъ, что не могутъ быть признаны за ихъ гомологи. Къ этому надо прибавить, что паракордалии, какъ было сказано выше, образуются изъ верхнихъ и нижнихъ дугъ вмѣстѣ, слѣдовательно въ паракордалияхъ мы имѣемъ уже части гомологичныя нижнимъ дугамъ позвоночника. Эмбриологически гомологія висцеральныхъ дугъ съ нижними дугами позвонковъ не имѣетъ доказательствъ.

Для того, чтобы уяснить себѣ значеніе висцеральныхъ дугъ по отношенію къ частямъ туловищнаго скелета, надо обратить вниманіе на отношеніе первыхъ зачатковъ головы къ туловищу. Центральная часть зачатка головы состоитъ изъ центральной нервной системы (головного мозга) и головныхъ пластинокъ. Изъ послѣднихъ образуется только скелетъ головы, нѣкоторыя части органовъ чувствъ и черепные нервы. Если мы сравнимъ эту часть головного зачатка съ туловищемъ, то найдемъ гомологъ ея въ центральной осевой части туловища, которая состоитъ также изъ центральной нервной системы и скелетороднаго слоя, дающаго начало скелету и спинномозговымъ нервамъ. Периферическая часть головного зачатка лежитъ съ обѣихъ сторонъ центральной и раздѣляется рано на рядъ висцеральныхъ дугъ, изъ которыхъ каждой соотвѣтствуетъ пара черепныхъ нервовъ. Каждая висцеральная дуга даетъ въ послѣдствіи начало нѣсколькимъ органамъ: скелету (хрящевой висцеральной дугѣ), мышцамъ, кровеноснымъ сосудамъ. Сравнивая периферическую часть головы (глочныя пластинки, или рядъ висцеральныхъ дугъ) съ туловищемъ, не трудно

найти, что гомологичными частями ея въ туловищѣ будутъ такъ называемые первичные позвонки, или сегменты. Последніе также лежатъ по бокамъ центральной (осевой) части туловища и также даютъ начало мышцамъ, скелету, заключающемуся между мышцами т. е. ребрамъ, и кровеноснымъ сосудамъ. Слѣдовательно каждая висцеральная дуга съ ея мышцами и кровеносными сосудами и скелетомъ представляетъ сегментъ, гомологичный первичному сегменту туловища. Переходя теперь къ вопросу: чему соотвѣтствуетъ скелетъ висцеральной дуги (хрящевая дуга) и исключая возможность гомологіи между хрящевыми дугами и нижними дугами позвонковъ, мы находимъ въ ребрахъ единственныя части, съ которыми могутъ быть сопоставлены висцеральные дуги. По своему положенію, какъ относительно черепа, такъ и относительно мышцъ, онѣ вполне соотвѣтствуютъ ребрамъ и, въ этомъ отношеніи я совершенно согласенъ съ Гегенбаумомъ. Соотвѣтствуютъ ли однако ребра нижнимъ дугамъ?—это составляетъ, по крайней мѣрѣ для меня, вопросъ не вполне разрѣшенный и требующій для своего рѣшенія эмбриологическихъ доказательствъ, которыхъ, къ сожалѣнію, до сихъ поръ нѣтъ.

#### 4. ПЕРЕДНІЯ ОКОНЕЧНОСТИ И ПЛЕЧЕВОЙ ПОЯСЪ.

Вопросъ о развитіи конечностей и плечеваго и тазоваго пояса у позвоночныхъ принадлежитъ къ числу весьма важныхъ вопросовъ современной морфологіи, въ виду существующихъ въ настоящее время теорій, пытающихся объяснить связь скелетныхъ формъ конечностей и поясовъ у рыбъ и у остальныхъ позвоночныхъ животныхъ. (теорія Гегенбаума, Тичера и Миварта). Хотя наблюденія надъ единичными представителями отдѣльныхъ классовъ позво-

ночныхъ несомнѣнно могутъ привести свою лепту для разъясненія этого чрезвычайно интереснаго вопроса, но онѣ получаютъ гораздо большее значеніе въ связи съ наблюденіями надъ цѣлымъ рядомъ представителей одного или нѣсколькихъ классовъ позвоночныхъ. Поэтому, надѣясь опубликовать болѣе подробныя сравнительно-эмбриологическія изслѣдованія надъ развитіемъ оконечностей у рыбъ вообще, я сообщу здѣсь только существенные результаты моихъ наблюденій надъ стерлядью.

Развитіе переднихъ оконечностей у стерляди начинается черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія. Въ стадіи В въ первый разъ появляются ихъ зачатки въ видѣ двухъ продольныхъ валиковъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ позвоночника и на довольно далекомъ разстояніи отъ головы. Каждый изъ такихъ валиковъ имѣетъ полуовальную форму, расширенную въ основаніи и суживающуюся къ краю. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться, что зачатки переднихъ оконечностей представляютъ выросты верхняго и средняго зародышевыхъ листовъ и въ разрѣзѣ имѣютъ треугольную форму вслѣдствіе того, что въ основаніи ихъ средний листъ расширяется, кверху же постепенно суженъ.

Основаніе продольнаго валика, уже въ раннихъ стадіяхъ развитія не представляетъ вполнѣ прямой плоскости: въ верхней части оно срѣзано подъ угломъ, такъ что, общая форма оконечности представляетъ собственно треугольникъ, одна сторона котораго, именно наружная, закруглена, двѣ же другія—прямая. Этою формою опредѣляются зачатки отдѣльныхъ частей будущаго плавника. Переднею срѣзанною частью основанія зачатокъ плавника прилегаетъ непосредственно къ начинающему развиваться плечевому поясу; задняя часть основанія прилегаетъ къ стѣнкамъ тѣла и представляетъ основаніе оконечности въ тѣсномъ смыслѣ

слова. Въ этой части зачатка происходитъ образованіе метаптеригія и лучей. Для поясненія описываемыхъ отношеній различныхъ сторонъ зачатка плавника къ плечевому поясу и стѣнкамъ тѣла можетъ служить фиг. 176, хотя она представляетъ скелетъ плавника въ гораздо болѣе развитомъ состояніи. Метаптеригій (фиг. 176 Mtp) представляетъ заднюю часть основанія плавниковаго зачатка, сочленовыя поверхности лучей (R), лежащія подъ угломъ съ метаптеригіемъ будутъ представлять переднюю часть, прилежающую въ раннихъ стадіяхъ развитія къ плечевому поясу.

Задняя часть плавниковаго зачатка представляетъ наиболѣе важный отдѣлъ его, такъ какъ въ немъ образуются метаптеригій и лучи. Въ стадіи промежуточной между В и С зачатокъ плавника значительно вырастаетъ; въ немъ можно отличить периферическую и основную части; первая состоитъ только изъ эктодерма, развита сильнѣе второй и идетъ на образованіе роговыхъ лучей, вторая прилегаетъ непосредственно къ стѣнкамъ тѣла и идетъ на образованіе скелета и мышцъ. Мы займемся развитіемъ только этой послѣдней части зачатка.

Въ стадіи В—С, на препаратахъ окрашенныхъ пикрокарминомъ и просвѣтленныхъ гвоздичнымъ масломъ, въ основной части становятся замѣтными четыре полосы, идущія, въ видѣ лучей отъ точки соединенія зачатка плавника съ плечевымъ поясомъ, къ периферіи. Эти лучи, какъ видно изъ слѣдующихъ стадій развитія, заключаютъ въ себѣ зачатки мышцъ, располагающихся на наружной и внутренней поверхности плавника и зачатки будущихъ хрящей плавника. Въ этой стадіи развитія разграниченіе зачатковъ мышечныхъ пластинокъ отъ скелета еще весьма неявственно. Такихъ лучей можно различить четыре и каждый изъ нихъ на свободномъ концѣ закругленъ. Это количество вполне



соотвѣтствуетъ количеству хрящевыхъ лучей появляющихся въ стадіи D, за исключеніемъ метаптеригія. На удачныхъ препаратахъ можно замѣтить, что кромѣ упомянутыхъ лучей въ основной задней части плавника находится утолщенная пластинка, занимающая тоже положеніе какъ въ послѣдствіи метаптеригій. Поэтому я и рассматриваю это утолщеніе какъ зачатокъ метаптеригія. Лучи лежатъ съ боку метаптеригія подъ острымъ угломъ къ нему; слѣдовательно представляютъ отношенія нѣсколько иные, чѣмъ въ дефинитивномъ состояніи, когда они сочленяются непосредственно съ плечевымъ поясомъ. Въ стадіи B—C эти лучи, отличающіеся гораздо меньшей величиной, чѣмъ въ послѣдующія стадіи развитія, стоятъ по отношенію къ метаптеригію такъ точно, какъ лучи бисеріальнаго архиптеригія *Ceratodus*, или унисеріальнаго *Protopterus* т. е. составляютъ рядъ пластинокъ, расположенныхъ по направленію оси метаптеригія.

Въ это время плечевой поясъ только что начинаетъ обозначаться. Онъ является въ видѣ утолщенія средняго листа, имѣющаго форму не совсѣмъ ясно очерченной дужки. Въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ хондрификація его зачатка подвинулась дальше, онъ нѣсколько темнѣе, чѣмъ въ остальныхъ. Такъ, въ томъ мѣстѣ, гдѣ плавникъ прикрѣпляется къ его зачатку онъ толще и темнѣе, также какъ и тамъ, гдѣ онъ прикрѣпляется къ позвоночнику. Вообще, развитіе хряща плечевого пояса происходитъ одновременно съ прочими частями скелета, такъ что въ стадіи C плечевой поясъ является уже въ формѣ ясно обрисованной дужки, расширенной по срединѣ, въ мѣстѣ прикрѣпленія плавника. Въ это же время также развиваются и хрящи плавниковъ.

По мѣрѣ выростанія основной части плавника, лучи, которые обозначаются въ стадіи B—C, растутъ также, но принимаютъ направленіе нѣсколько отличное отъ прежняго.

Они образуютъ съ метаптеригіемъ все болѣе и болѣе острый уголъ и направляются непосредственно къ плечевому поясу. Въ стадіи С они доходятъ уже до плечевого пояса, но сочлененія съ нимъ не образуютъ. Сочлененіе отдѣльных лучей становится замѣтнымъ только въ стадіи D, гдѣ положеніе лучей и метаптеригія относительно плечевого пояса вполне похоже на definitivoное (фиг. 175).

Плавникъ трехвѣдѣльной стерляди состоитъ изъ метаптеригія (фиг. 175 Mtp) и пяти лучей, изъ которыхъ 2-й, 3-й, 4-й и 5-й сочленяются съ плечевымъ поясомъ, 1-й же вклинивается между метаптеригіемъ и первымъ лучемъ. Въ раннихъ стадіяхъ развитія, при началѣ образованія лучей, мы видѣли, что кромѣ метаптеригія образуется четыре луча; изъ этого мы можемъ заключить, что пятый лучъ ближайшій къ метаптеригію образуется впоследствии. Это заключеніе совершенно вѣрно. Образованіе лучей, вклинивающихся между метаптеригіемъ и первичными лучами, происходитъ не только въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія, но идетъ вѣроятно продолженіи всего роста стерляди. У трехмѣсячной стерляди, кромѣ метаптеригія является уже шесть лучей, изъ которыхъ четыре заднихъ сочленяются съ плечевымъ поясомъ, два переднихъ прилегаютъ къ метаптеригію. Изъ этихъ послѣднихъ ближайшій къ метаптеригію меньше своего сосѣда; на этомъ основаніи мы можемъ заключить, что онъ образовался позже его. Сочлененій между этими вторичными лучами и метаптеригіемъ еще не существуетъ у трехмѣсячной стерляди; онѣ появляются у болѣе взрослыхъ стерлядей, у которыхъ количество вторичныхъ лучей увеличивается до трехъ (очень можетъ быть что и болѣе). Количество лучей, сочленяющихся съ

метаптеригіємъ, какъ видно изъ изслѣдованій *Гегенбаура* <sup>(1)</sup>, у различныхъ осетровыхъ рыбъ различно. Такъ, у *Ac. sturio* ихъ только два, у *Ac. rhynchaceus*—ихъ четыре. Изъ указанного сейчасъ увеличенія вторичныхъ лучей видно, что при изслѣдованіи ихъ всегда надо имѣть въ виду возрастъ изслѣдуемой рыбы.

Въ первыхъ стадіяхъ развитія плавниковаго скелета всѣ лучи представляютъ цѣльныя хрящевыя палочки. У трехмѣсячныхъ стерлядей замѣтно уже отдѣленіе отъ нихъ втораго ряда лучей. Каждый изъ первичныхъ и вторичныхъ лучей имѣетъ на своемъ концѣ по маленькому хрящику; на метаптеригіѣ въ этой стадіи развитія такихъ отдѣлившихся хрящей я не видѣлъ. Метаптеригій имѣетъ закругленный конецъ и короче остальныхъ лучей. Извѣстно, что у взрослыхъ осетровыхъ рыбъ на концѣ метаптеригія находятся отдѣльные и расчлененные хрящи, которые (см. *Gegenbaur loc. cit. Taf VIII Fig 2 mt'*) рассматриваются какъ часть метаптеригія. Я думаю, что это мнѣніе не имѣетъ достаточныхъ основаній и, что эти хрящи съ большимъ правомъ могутъ быть приняты за недоразвитые вторичные лучи, и именно потому что 1) вторичные лучи образуются постепенно по направленію къ метаптеригію и 2) каждый болѣе поздній лучъ меньше предыдущаго 3) на концѣ метаптеригія иногда сочленяются съ послѣднимъ два отдѣльныхъ хряща, которые дѣлятся поперекъ также точно, какъ и всѣ остальные вторичные и первичные хрящи.

Изъ представленнаго здѣсь краткаго очерка развитія переднихъ оконечностей и плечеваго пояса видно: 1) что

---

<sup>(1)</sup> *Gegenbaur. Untersuch. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. 2-es Heft.*

переднія оконечности появляются гораздо раньше плечевого пояса, образуются независимо отъ него и только впоследствии сочленяются съ нимъ 2) что скелетъ переднихъ оконечностей состоитъ изъ основной части, образующейся въ основаніи зачатка плавника: метаптеригія и четырехъ лучей и что впоследствии количество лучей увеличивается 3) что первые лучи расположены относительно метаптеригія по тому же типу какъ лучи въ унисериальномъ архиптеригіѣ и только впоследствии сочленяются, независимо отъ него, съ плечевымъ поясомъ 4) что лучи, сочленяющіеся непосредственно съ метаптеригіемъ суть лучи позднѣйшаго образованія, почему я ихъ и называю *вторичными*.

*Гегенбауръ*, развивая свою теорію архиптеригія пришелъ, какъ извѣстно въ послѣднее время, къ чрезвычайно остроумному выводу относительно плечевого и тазового поясовъ и переднихъ и заднихъ оконечностей. Онъ <sup>(1)</sup> рассматриваетъ плечевой и тазовой поясъ какъ гомологи жаберныхъ дугъ, а скелетъ оконечностей—какъ гомологъ лучей этихъ дугъ. Сходство плечевого пояса съ жаберными дугами выражено, какъ въ формѣ обѣихъ этихъ частей скелета, такъ и въ отношеніи ихъ къ осевому скелету. Эмбриологическіе факты нисколько не противорѣчатъ этой гомологіи и скорѣе доказываютъ ее, такъ какъ плечевой поясъ является въ первыхъ стадіяхъ своего развитія въ видѣ дужки. Наконецъ, открытіе *Видершеймомъ* <sup>(2)</sup> жабры на плечевомъ поясѣ у *Protopterus* представляетъ несомнѣнный доказатель-

<sup>(1)</sup> *Gegenbaur*. Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere (Morph. Jahrbuch Bd. II стр. 396—421) и Grundriss der vergl. Anatomie 2-te Auflage.

<sup>(2)</sup> *R. Wiedersheim*. Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels (Vortrag., gehalten im medicin. Referat. Club. zu Freiburg in B. am 11 Novbr. 1879).

ства въ пользу гипотезы Гегенбаура. Отсюда слѣдуетъ, что первая часть Гегенбауровской гипотезы, трактующая о гомологіи плечеваго пояса съ жаберной дугой, можетъ быть принята какъ истина, доказанная положительными наблюденіями. Этого покуда нельзя сказать о второй, которая рассматриваетъ скелетъ оконечностей какъ гомологъ лучей жаберныхъ дугъ. Въ пользу такой гомологіи говорятъ сходство между лучами и скелетомъ оконечностей у взрослыхъ селакій; но для твердой установли ея такое сходство не вполне достаточно и требуются болѣе положительныя эмбриологическія доказательства. Факты, сообщенные здѣсь относительно развитія скелета у стерляди, не говорятъ въ пользу гомологіи скелета оконечностей и жаберныхъ лучей, такъ какъ плечевой поясъ и скелетъ оконечностей развиваются независимо другъ отъ друга. Я конечно не могу придавать этимъ фактамъ рѣшающаго значенія, такъ какъ развитіе жаберныхъ лучей у селакій, составляющихъ исходный пунктъ для сравненія, до сихъ поръ совершенно не изслѣдовано, но считаю не лишнимъ замѣтить, что болѣе подробное сравнительно-эмбриологическое изслѣдованіе представляетъ единственный вѣрный путь для положительнаго рѣшенія этого вопроса.

Въ заключеніе, я считаю необходимымъ сказать нѣсколько словъ относительно значенія лучей и метаптеригія въ скелетѣ оконечностей. *Гегенбауръ* <sup>(1)</sup> различаетъ въ плавникахъ у осетровыхъ ганомдъ: метаптеригій, три луча и мезоптеригій; мезоптеригіемъ онъ называетъ крайній хрящевой лучъ, одѣтый обыкновенно костянымъ покровнымъ

---

<sup>(1)</sup> *Gegenbaur*. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. 2-tes Heft. стр. 150.

лучемъ. Мы видѣли изъ развитія скелета оконечностей, что всѣ хрящевые лучи образуются совершенно одинаково и тотъ лучъ, который Гегенбауръ принимаетъ за мезоптеригій сначала ничѣмъ не отличается отъ другихъ; въ послѣдствіи же онъ утолщается и представляетъ, по своему положенію въ скелетѣ плавниковъ и по своему объему, нѣкоторые отличительные признаки, которые дѣлаютъ его нѣсколько похожимъ на мезоптеригій селакій. Это сходство только кажущееся и названіе мезоптеригія можетъ быть для крайняго луча допущено только въ томъ случаѣ, если бы было доказано, что мезоптеригій происходитъ изъ лучей, какъ принимаетъ Гегенбауръ, а не представляетъ часть ствола или часть метаптеригія. По Гегенбауру<sup>(1)</sup>, стволъ архиптеригія образуется однимъ только метаптеригіемъ; про-и мезоптеригій происходятъ изъ лучей остающихся на плечевомъ поясѣ. Этотъ взглядъ основанъ на однѣхъ только анатомическихъ данныхъ и нисколько не подтверждается развитіемъ оконечностей. Мои наблюденія (еще неопубликованныя) надъ развитіемъ переднихъ оконечностей акулъ привели меня къ заключенію, что мезо-и проптеригій образуются черезъ раздѣленіе одного общаго осевого ствола, изъ котораго образуются также и метаптеригій. Всѣ три основные хряща (про-, мезо-и метаптерій) представляютъ у зародышей акулъ сначала одинъ общій хрящевой стволъ, который въ послѣдствіи только раздѣляется на три части. Такое раздѣленіе свойственно далеко не всѣмъ рыбамъ; оно встрѣчается постоянно у селакій, у костистыхъ же рыбъ и ганноидъ, которыхъ мнѣ приходилось наблюдать, метаптеригій сначала и до конца представляетъ цѣльный стволъ. Изъ

---

(<sup>1</sup>) *Gegenbaur*. Grundriss der vergl. Anatomie 2-te Auflage стр. 502.

исторіи развитія селакій слѣдуетъ, что про-и мезоптеригій имѣютъ такое же значеніе по отношенію къ лучамъ, какъ и метаптеригій т. е. они представляютъ части ствола архиптеригія. У стерлядей такого раздѣленія метаптеригія не существуетъ, а слѣдовательно у нихъ не можетъ существовать и мезоптеригія.

## Г Л А В А XI.

### РАЗВИТІЕ МЫШЦЪ.

Развитіе мышцъ происходитъ у стерляди неодновременно въ различныхъ частяхъ тѣла. Мышцы туловища, какъ видно изъ эмбриональнаго развитія, начинаютъ развиваться весьма рано и къ концу эмбриональнаго развитія достигаютъ довольно значительной степени дифференцированія. Мышцы головы не существуютъ и въ зачаткѣ, также какъ и мышцы плавниковъ, которыя развиваются конечно только во время образованія плавниковъ. Развитіе мышцъ головы идетъ одновременно съ развитіемъ скелета висцеральныхъ дугъ, который приводится ими въ движеніе, и начинается слѣдовательно между стадіями В и С.

#### 1. БОКОВЫЯ МЫШЦЫ ТУЛОВИЩА.

Туловищныя мышцы развиваются изъ мускульныхъ сегментовъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ скелетороднаго слоя въ видѣ пластинокъ, представляющихъ въ концѣ эмбриональнаго развитія уже начало раздѣленія на два слоя:

внѣшній и внутренній (стр. 192). Клѣтки внѣшняго слоя пластинокъ растутъ въ продольномъ направленіи, клѣтки внутренняго—въ болѣе поперечномъ; въ послѣднихъ стадіяхъ эмбриональнаго развитія оба слоя мышечныхъ пластинокъ лежатъ близко другъ къ другу, во время же пост-эмбриональнаго развитія между ними появляется промежуточная соединительная ткань (фиг. 168 *Imsp*). Мышечныя пластинки отдѣляются другъ отъ друга также промежуточною соединительною тканью, составляющею зачатокъ *ligamenta intermuscularia*; эта ткань появляется еще во время эмбриональнаго развитія. Очень можетъ быть, что ткань, отдѣляющая внутренній слой мышечныхъ пластинокъ отъ наружнаго, есть только отростокъ *ligamenta intermuscularia*, вѣдряющійся между этими слоями.

Раздѣленіе мышечныхъ пластинокъ на два слоя есть явленіе, свойственное всѣмъ позвоночнымъ животнымъ. У всѣхъ животныхъ этого типа оба слоя превращаются въ мышцы. При этомъ у стерлядей изъ этихъ слоевъ образуются безразлично боковыя мышцы, также какъ и у селакій. Переходъ мускульныхъ пластинокъ въ туловищныя боковыя мышцы совершается весьма просто, такъ какъ самыя мускульныя пластинки по своему положенію похожи уже на отдѣльные сегменты боковыхъ мышцъ. Они принимаютъ въ послѣднихъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія форму полыхъ конусовъ, обращенныхъ верхушками назадъ (фиг. 155 *Myoc*). Окончательное развитіе мускульныхъ конусовъ совершается послѣ первыхъ трехъ недѣль пост-эмбриональнаго развитія.

Изъ исторіи развитія мускульныхъ пластинокъ видно, что сначала образуются спинныя боковыя мускулы туловища, такъ какъ мускульныя пластинки появляются на спинной части зародыша. Брюшной отдѣлъ боковыхъ мускуловъ



образуется изъ спиннаго и происходитъ вслѣдствіе разрастанія мускульныхъ пластинокъ на брюшную сторону. Въ задней части тѣла это разрастаніе идетъ быстрее, чѣмъ въ передней, что происходитъ конечно оттого, что задняя часть по объему гораздо меньше передней. Въ хвостовой части (позади ануса) у трехнедѣльных стерлядей мускульныя пластинки сходятся какъ на спинной, такъ и на брюшной сторонѣ; въ томъ мѣстѣ, гдѣ проходитъ заднепроходная кишка, пластинки не доходятъ до середины брюшной стороны фиг. 169 Ipr, а въ передней части они прикрываютъ только верхнюю часть пищеварительнаго канала (фиг. 168 Ipr и Apr). Возлѣ головы, брюшныя части мускульныхъ пластинокъ становятся опять нѣсколько длиннѣе, чѣмъ въ туловищѣ.

## 2. МЫШЦЫ ГОЛОВЫ.

Первичные сегменты доходятъ только до задней части головы зародыша. Передній первичный сегментъ граничитъ послѣдствіемъ съ слуховыми капсулами; слѣдовательно и мышечныя пластинки, образующіяся изъ первичныхъ сегментовъ не переходятъ на головную часть зародыша и не могутъ давать матеріала для образованія мышцъ въ головѣ. Головныя мышцы образуются независимо отъ боковыхъ туловищныхъ мышцъ и гораздо позднѣе ихъ.

Благодаря тщательнымъ изслѣдованіямъ *Феттера* <sup>(1)</sup> въ настоящее время имѣется довольно подробное описаніе мускулатуры головы осетровыхъ рыбъ. *Феттеръ* различаетъ слѣдующія мышцы въ головѣ у осетра: *M. constrictor su-*

---

<sup>(1)</sup> *B. Vetter. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen u. Kiernusculatur der Fische II Theil (Jenaische Zeitschr. Bd. 12).*

perfcialis, лежащій тотчасъ подъ кожей на брюшной сторонѣ висцеральнаго аппарата и прикрѣпляющійся нѣсколькими вѣтвями къ различнымъ частямъ скелета; одинъ изъ глубокихъ отдѣловъ его составляетъ *m. mylohyoideus*. Къ первой дугѣ (челюстной) *Феттеръ* относитъ *m. adductor mandibulae*; ко второй дугѣ три мышцы: *m. protractor hyomandibularis*, *m. retractor hyomandibularis* и *m. opercularis*; жаберныя дуги снабжены мышцами: *mm. interbranchialis*, *mm. levatores arcuum branchialium*, *mm. adductores arc. branchialium* и *mm. interarcuales ventrales*. Наконецъ, онъ различаетъ еще брюшныя продольныя мышцы: *m. branchio-mandibularis* и *mm. sagaso-arcuales*. По своему положенію всѣ эти мышцы могли-бы быть удобно раздѣлены на спинныя и брюшныя, такъ какъ верхнія точки прикрѣпленія однихъ находятся ближе къ спинной, другихъ—на брюшной части головы. Изъ исторіи развитія видно, что такое раздѣленіе вполнѣ бы соотвѣтствовало эмбриологическимъ фактамъ; притомъ оно представляетъ очень важную точку опоры для сравненія головныхъ мышцъ съ мышцами туловища.

Самая ранняя стадія, на которой я наблюдалъ образованіе головныхъ мышцъ, есть стадія промежуточная между В и С (фиг. 153). Въ это время я могъ различать только большія спинныя мышцы, положеніе которыхъ относительно жаберныхъ дугъ въ этой стадіи развитія довольно интересно. Между 2-й и 3-й дугами и впереди челюстной дуги можно замѣтить пластинки, состоящія изъ удлиненныхъ многоядерныхъ клѣтокъ, представляющихъ несомнѣнно зачатки мышечныхъ клѣтокъ. По положенію этихъ мускульныхъ пластинокъ можно опредѣлить довольно явственно зачатки отдѣльныхъ мышцъ, встрѣчающихся у взрослой стерляди. Впереди первой висцеральной дуги и сбоку отверстия рта находится передняя мускульная пластинка, прикрѣпля-

ющаяся однимъ концомъ къ небноввадратной, другимъ—къ  
выжнечелюстной части этой дуги. Эта мускульная пластин-  
ка составляетъ зачатокъ *m. adductor mandibulae* (фиг. 153  
Adm). Въ этой стадіи развитія онъ приврѣпляется верхнимъ  
концомъ къ краю небноввадратной части дуги и не при-  
крытъ снаружи небнымъ отросткомъ (Mundwinkelstück Фет-  
тера). Между челюстною дугою и зачаткомъ *hyomandibulare*  
помѣщается вторая мускульная пластинка, имѣющая почти  
треугольную форму и направленная расширеннымъ заднимъ  
концомъ къ *hyomandibulare*. Въ этой мускульной пластинкѣ  
нетрудно угадать зачатокъ *m. protractor hyomandibularis*  
(фиг. 153 Pth). Сзади второй висцеральной дуги помѣщает-  
ся подобная же мышечная пластинка, направленная только  
своимъ переднимъ и нижнимъ концомъ къ *hyomandibulare*,  
а заднимъ сѣуженнымъ къ верхней сторонѣ черепа. Эта  
пластинка составляетъ зачатокъ *m. retractor hyomandibula-  
ris* и *m. opercularis*, который въ сущности представляетъ  
только оперкулярную часть ретрактора (фиг. 153 Lhym).  
Мышцы жаберныхъ дугъ въ стадіи В—С видны не ясно,  
вслѣдствіи незначительной ихъ величины. Судя по бо-  
лее позднимъ стадіямъ развитія, надо полагать, что сзади  
каждой жаберной дуги, на верхней сторонѣ ея образуется  
по мышцѣ, которая составляетъ *levator* каждой дуги. Въ  
стадіи D *m. levatores arcuum branchialium* видны весьма  
отчетливо. Одновременно съ этими мышцами (въ стадіи D)  
становятся явственно видными также и мышцы брюшной  
части висцеральныхъ дугъ, которая прежде, по причинѣ  
своей незначительной величины и непрозрачности развиваю-  
щагося хряща лежащаго подъ ними, были видны не совсѣмъ  
явственно.

У трехнедѣльной стерляди всѣ почти мышцы головы  
уже развиты, хотя нѣкоторыя изъ нихъ (какъ *constrictor*

*superficialis*) еще не имѣютъ той формы какъ у взрослой стерляди. Я не могъ также найти междужаберныхъ мышцъ (*m. interbranchiales*) и мышцъ приводящихъ (*m. adductores arcuum branchialium*) жаберныя дуги. Мышцы эти не имѣютъ особенно важнаго морфологическаго значенія, такъ какъ первая изъ нихъ: *mm. intrebranchialis* принадлежатъ къ жабернымъ пластинкамъ и не имѣютъ никакого отношенія къ скелету; онѣ должны быть признаны за мышцы дыхательнаго аппарата, а не за головныя, такъ какъ и дѣйствіе ихъ ограничивается только слабымъ сокращеніемъ жаберныхъ пластинокъ<sup>(1)</sup>. Маловажное значеніе *mm. adductores arcuum branchialium* видно уже изъ того, что 1) эти мускулы существуютъ только въ первыхъ трехъ жаберныхъ дугахъ и 2) что онѣ служатъ помощниками мускуловъ поднимающихъ жаберныя дуги (*mm. levatores arcuum branchialium*); по всей вѣроятности образованіе этихъ мышцъ связано съ расчлененіемъ первыхъ дугъ.

Система головныхъ мышцъ трехнедѣльной стерляди (стадія D) состоитъ изъ слѣдующихъ частей 1) мышцъ прикрепляющихся къ верхней стѣнѣ черепа и состоящихъ изъ волоконъ, имѣющихъ направленіе сверху внизъ, со спинной стороны на брюшную; 2) изъ мышцъ расположенныхъ на брюшныхъ частяхъ висцеральныхъ дугъ и имѣющихъ направленіе обратное предыдущимъ и 3) изъ брюшныхъ продольныхъ мышцъ, которыя составляютъ непосредственное продолженіе брюшныхъ мышцъ туловища и не могутъ быть рассматриваемы какъ мышцы головы. Эту послѣднюю группу мышцъ составляютъ: *m. branchio mandibularis* и *Mm. coraco-arcuales ant. et post.* Иннервація этихъ мышцъ (пер-

---

<sup>(1)</sup> *Vetter. loc. cit. стр. 477.*

вая пара спинныхъ нервовъ), служить лучшимъ доказательствомъ принадлежности ихъ къ мышцамъ туловищнаго скелета.

Къ первой группѣ мышцъ относятся:

а) *M. adductor mandibulae* (фиг. 155 Adm), прикрѣпляющійся однимъ концомъ къ верхней поверхности небно-квадратнаго хряща, другимъ къ задней части меккелева хряща.

б) *M. Protractor hyomandibularis* въ этой стадіи развитія (фиг. 155 Pthm) имѣетъ форму треугольника, совершенно сходную съ формою этой мышцы въ вполнѣ развитомъ состояніи. Онъ прикрѣпляется однимъ концомъ къ черепу позади глаза, другимъ—къ передней поверхности hyomandibulare.

в) *M. Retractor hyomandibularis* (фиг. 155 Rthm) прикрѣпляется верхнимъ концомъ къ черепу, сзади hyomandibulare, переднимъ и нижнимъ концомъ—къ заднему концу hyomandibulare.

Эти три мускула составляютъ вмѣстѣ мышцы челюстной и подъязычной дуги. Верхнія мышцы остальныхъ висцеральныхъ (жаберныхъ) дугъ располагаются всегда сзади этихъ дугъ. Онѣ составляютъ:

д) *Mm. levatores arcuum branchialium* (фиг. 155 Kmm) однимъ концомъ прикрѣпляющіеся къ черепу, другимъ—къ задней поверхности каждой жаберной дуги.

Ко второй группѣ относятся:

а) *M. thylohyoideus* (фиг. 155 Mylh), который по Феттеру составляетъ глубокую часть *m. constrictor superficialis*. У взрослыхъ осетровыхъ рыбъ онъ дѣйствительно представляетъ часть констриктора, у трехнедѣльной же стерляди эта мышца

самостоятельна и прикрѣпляется однимъ концомъ къ нижней поверхности меккелева хряща, другимъ къ гипогіальной части второй висцеральной дуги (фиг. 155 Muhl, нижняя часть его не нарисована).

Отъ второй висцеральной дуги (подъязычной) отходитъ такая же мышца, какъ и *m. mylohyoideus*, составляющая внослѣдствіи, также какъ и послѣдняя, часть констриктора. У трехнедѣльной стерляди этотъ мускулъ (онъ на фиг. 155 не нарисованъ) прикрѣпляется верхнимъ концомъ къ *symplecticum*, нижнимъ къ средней части *hyoideum*. У взрослыхъ стерлядей онъ, по всей вѣроятности, превращается въ тотъ отдѣлъ констриктора, который у Феттера обозначенъ буквою Cs<sub>3</sub> (Vetter loc. cit. Таб. XII фиг. 4 и стр. 469).

b) *M. constrictor superficialis*, который чрезвычайно сильно развитъ у взрослыхъ осетровыхъ рыбъ, образующіеся, какъ показываетъ развитіе, изъ сліянія нѣсколькихъ мышцъ. У трехнедѣльной стерляди онъ является въ видѣ поперечной мышцы, лежащей въ видѣ ленты у края *operculum*. Изъ этого зачатка образуется, какъ кажется, наибольшій отдѣлъ констриктора, обозначенный у Феттера Cs<sub>1</sub> и Cs<sub>2</sub> (Vetter loc. cit. фиг. 4 Таб. XII).

c) *Mm. interarcuales ventrales* располагаются относительно жаберныхъ дугъ такъ точно какъ *m. levatores arcuum branchialium*. Въ каждой жаберной дугѣ находится по одной брюшной мышцѣ; мышцы прикрѣпляются къ дугамъ также, какъ и въ дефинитивномъ состояніи т. е. однимъ концомъ къ цератогіальнымъ, другимъ — къ гипогіальнымъ частямъ жаберныхъ дугъ.

Представители третьей группы мышцъ: *m. branchio-mandibularis* и *mm. coracobranchiales* у трехнедѣльной стерляди также являются совершенно развитыми. Я упоминалъ

уже объ нихъ выше и, такъ какъ эти мышцы не относятся собственно въ категоріи головныхъ мышцъ, то я ограничусь только тѣмъ, что было уже мною сказано.

---

Развитіе мышцъ и преимущественно головныхъ представляетъ до сихъ поръ одну изъ наименѣе обработанныхъ главъ эмбриологіи позвоночныхъ животныхъ. Большая часть эмбриологовъ или обходятъ развитіе этихъ органовъ молчапіемъ, или же касаются этого вопроса слегка. Мало того, не только развитіе, но и сравнительная анатомія мышечной системы до сихъ поръ представляетъ сырой неразработанный матеріалъ, заключающійся въ массѣ описаній отдѣльныхъ мышцъ у отдѣльныхъ животныхъ безъ всякой органической связи; изъ такой массы разрозненныхъ и единичныхъ фактовъ трудно составить понятіе объ общемъ планѣ организаціи мышечной системы и дѣлать какіе либо общіе выводы. Между тѣмъ, едва ли существуетъ въ тѣлѣ позвоночныхъ животныхъ система органовъ, болѣе важная для корфологіи, чѣмъ мышечная система. Мышцы представляютъ органы, которые служатъ путеводною нитью при изслѣдованіи метамеріи тѣла позвоночныхъ животныхъ. Метамерія выражается въ мышцахъ гораздо въ большей степени и яснѣе, чѣмъ въ другихъ метамерныхъ органахъ, яснѣе чѣмъ въ скелетѣ. У такихъ низшихъ представителей типа позвоночныхъ, у которыхъ скелетъ еще не представляетъ метамернаго органа, напр. у амфиокса, мышцы суть единственные органы, указывающія на метамерную организацію. Мышцы же, или ихъ зачатки (первичные сегменты), и въ эмбриональномъ состояніи у высшихъ животныхъ представляютъ органы, появленіе которыхъ составляетъ первый при-

знакъ расчлененія зародышеваго тѣла на отдѣльныя метамеры. Сравненіе развитія мышцъ позвоночныхъ животныхъ съ другими типами членистыхъ (метамерныхъ) животныхъ даетъ болѣе прочныя основанія для общихъ выводовъ относительно генетической связи позвоночныхъ съ членистыми безпозвоночными формами, чѣмъ сравненіе другихъ органовъ. Если мы будемъ смотрѣть на мышечныя пластинки позвоночныхъ какъ на первые признаки метамеріи ихъ тѣла, то увидимъ, что и у безпозвоночныхъ животныхъ эти признаки метамеріи являются въ совершенно такой же формѣ. Нѣсколько лѣтъ уже прошло, какъ *Мечниковымъ* <sup>(1)</sup> и *Ковалевскимъ* <sup>(2)</sup> было показано, что у членистыхъ животныхъ (червей и артроподъ) мезодермъ въ зародышевомъ состояніи распадается на метамеры, совершенно похожія на тѣхъ называемыя первичныя позвонки позвоночныхъ и что дѣйствительныя измѣненія этихъ метамеръ совершенно аналогичны съ измѣненіями первичныхъ позвонковъ. Эти открытія до сихъ поръ еще не получили приложенія къ изслѣдованію позвоночныхъ животныхъ; нѣтъ сомнѣнія однако, что они будутъ имѣть большое значеніе, когда морфологія позвоночныхъ животныхъ будетъ исходить изъ принципа метамеріи.

До сихъ поръ мы имѣемъ только попытки изслѣдованія метамеріи тѣла позвоночныхъ, попытки, которыя, какъ мы видѣли въ главѣ о развитіи черепа, увѣнчались полнымъ успѣхомъ. Если въ настоящее время мы съ полнымъ правомъ можемъ смотрѣть на черепъ какъ на метамерный органъ, то мы вправѣ ожидать что и другіе органы, являю-

---

<sup>(1)</sup> *Mecznikow. Embryologie des Skorpions.*

<sup>(2)</sup> *Kowalewsky. Entwicklungsgeschichte der Wärmern und Arthropoden.*



щеся какъ метамерные органы въ туловищѣ, будутъ представлять болѣе или менѣе видоизмѣненные метамеры и въ головной части позвоночнаго животнаго. Исходя изъ этого положенія, мы можемъ съ полнымъ правомъ предположить, что мускулы, какъ части ближайшія къ скелету и расположенныя въ туловищѣ въ видѣ ясно выраженныхъ метамеръ, будутъ въ головѣ также представлять метамерное расположение, т. е. другими словами, что головныя мышцы должны быть распределены относительно метамеръ черепа такъ точно, какъ мышцы туловища относительно метамеръ позвоночника. При изслѣдованіи этого вопроса, мы должны конечно имѣть въ виду, что метамеры черепа представляютъ значительныя измѣненія сравнительно съ метамерами позвоночника, а слѣдовательно должны ожидать, что головныя мышечныя метамеры будутъ представлять видоизмѣненія сравнительно съ туловищными можетъ быть и болѣе значительны чѣмъ скелетныя метамеры.

Первый вопросъ, который является при сравненіи туловищныхъ мышцъ съ мышцами головы есть слѣдующій: можно ли въ головныхъ мышцахъ различать спинные и брюшные отдѣлы, какъ въ туловищѣ, или же въ нихъ мы находимъ гомологи однихъ только спинныхъ или брюшныхъ мышцъ? *Келликеръ* <sup>(1)</sup> приходитъ къ тому убѣжденію, что головныя мышцы соотвѣтствуютъ только брюшнымъ мышцамъ туловища; представителей же спинныхъ мышцъ въ головѣ не существуетъ. Заключение *Келликера* основывается главнымъ образомъ, если не исключительно, на развитіи мышцъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ головныя мышцы, въ связи съ сильнымъ видоизмѣненіемъ скелета, значительно уклонились отъ первоначальнаго типа.

---

(<sup>1</sup>) *Entwicklungsgeschichte des Menschen etc.* стр. 806.

Мои изслѣдованія относительно развитія мышцъ стерляди не подтверждаютъ Келликеровскаго взгляда. Мы видѣли, что съ самаго начала образованія мышцы распредѣляются въ два ряда: однѣ прикрѣпляются къ стѣнѣ черепа, другіе къ висцеральнымъ дугамъ. Если основаніе превертебральной части черепа (трабекулы) соотвѣтствуетъ дугамъ позвонковъ, то въ верхнемъ рядѣ головныхъ мышцъ мы имѣемъ такія мышцы, которыя по своему отношенію къ скелету соотвѣтствуютъ не брюшнымъ, а спиннымъ мышцамъ; нижній рядъ мышцъ (*m. interarcuales ventrales*) будетъ представлять въ такомъ случаѣ гомологи брюшныхъ мышцъ. Брюшная и спинная мышца будутъ такимъ образомъ представлять пару мышцъ соотвѣтствующую спинному и брюшному отдѣлу туловищныхъ мышцъ. Для того, чтобы рѣшить вопросъ: будетъ ли эта пара представлять вмѣстѣ съ тѣмъ метамеру, соотвѣтствующую мышечной метамерѣ туловища? рассмотримъ вкратцѣ главные моменты развитія головныхъ мышцъ.

Жаберныя дуги и жаберныя мышцы представляютъ рѣзче выраженный метамерный типъ строенія, чѣмъ челюстная и подъязычная, такъ какъ онѣ менѣе видоизмѣнены, чѣмъ переднія дуги (челюстная и подъязычная). Поэтому у нихъ мы встречаемъ самыя простыя отношенія мышцъ къ скелету и гораздо рѣзче выраженную метамерію чѣмъ въ переднихъ висцеральныхъ дугахъ и мышцахъ. При этомъ расположеніе мышцъ относительно заднихъ висцеральныхъ дугъ, какъ сохраняющее болѣе примитивный характеръ и болѣе ясную метамерію, можетъ намъ служить исходнымъ пунктомъ для изслѣдованія мышцъ челюстной и подъязычной дуги. Такъ какъ метамерія заднихъ жаберныхъ мышцъ очевидна и не требуетъ никакихъ дальнѣйшихъ поясненій, то я ограничусь здѣсь только указаніемъ на типичное расположеніе мышечныхъ метамеръ относительно метамеръ скелета (жаберныхъ дугъ).

Спинныя мышцы жаберныхъ дугъ (*m. levatores arcuum branchialium*) помещаются всегда сзади соответственной имъ жаберной дуги и направляются впередъ и внизъ; брюшныя мышцы идутъ отъ интробранхіальной къ цератобранхіальной части жаберной дуги. Установивши эти топографическія отношенія между мышцами и жаберными дугами, намъ будетъ нетрудно опредѣлить таковыя же отношенія между мышцами и скелетомъ переднихъ дугъ (челюстной и подъязычной).

Къ двумъ первымъ дугамъ прикрѣпляются не двѣ спинныя мышцы, какъ слѣдовало бы по аналогіи съ жаберными дугами, а три: *m. adductor mandibulae*, *m. protractor hyomandibularis* и *m. retractor hyomandibularis* (<sup>1</sup>). При этомъ первая висцеральная (челюстная) дуга снабжена одною мышцею, вторая же (подъязычная) двумя, которыя прикрѣпляются къ передней и задней ея поверхности. Намъ предстоитъ рѣшить вопросъ: какія изъ этихъ мышцъ соответствуютъ этимъ висцеральнымъ дугамъ? Мы начнемъ съ ретрактора, такъ какъ эта мышца представляетъ отношенія къ висцеральной дугѣ, наиболее приближающіяся къ отношенію леваторовъ жаберныхъ дугъ. Ретракторъ прикрѣпляется къ черепу сзади подъязычной дуги, направляется впередъ и внизъ и прикрѣпляется къ *hyomandibulae* расширеннымъ передне-нижнимъ концомъ. Изъ расположенія этой мышцы видно, что она относится къ подъязычной дугѣ и притомъ совершенно также какъ жаберныя мышцы къ жабернымъ дугамъ; разница ретрактора отъ жаберныхъ леваторовъ заключается въ его бѣльшей величинѣ, что конечно составляетъ второстепенный признакъ.

---

(<sup>1</sup>) Я не упоминаю здѣсь *m. opercularis*, такъ какъ онъ составляетъ только обособившуюся часть ретрактора и не имѣетъ отдѣльнаго зачатка.

*Protractor hyomandibularis* прикрѣпляется своимъ нижнимъ концомъ также къ подъязычной дугѣ и слѣдовательно по своимъ отправленіямъ долженъ быть причисленъ также къ подъязычной дугѣ. Однако, направленіе этой мышцы спереди назадъ уже отличаетъ ее отъ жаберныхъ мышцъ и ретрактора, и заставляетъ предполагать, что способъ прикрѣпленія и ходъ ея не представляютъ примитивныхъ свойствъ, но видоизмѣнены. Въ измѣненности этой мышцы еще болѣе можно убѣдиться изъ отношенія ея къ висцеральному отверстию, которое представляетъ несомнѣнную границу между висцеральными дугами. *Spiraculum*, образующееся изъ отверстія между первою и второю висцеральною дугами при самомъ началѣ образованія протрактора лежитъ сзади его. Изъ этого слѣдуетъ, что протракторъ образуется въ области первой (челюстной) висцеральной дуги и, такъ какъ онъ лежитъ сзади первой хрящевой дуги, то долженъ быть принятъ за мускулъ первой дуги. Въ пользу этого говоритъ и иннервація этого мускула. Онъ получаетъ нервы изъ нижнечелюстной вѣтви тройничнаго нерва (*ramus max. infer. n. trigemini*). Прикрѣпленіе протрактора къ подъязычной дугѣ есть результатъ приспособленія, обусловленный вѣроятно подвижностью подвѣсочнаго аппарата челюстной дуги (*hyomandibulare*).

За такую же видоизмѣненную мышцу мы должны принять также и *m. adductor mandibulae*, который имѣетъ также направленіе спереди назадъ, слѣдовательно не сохраняетъ примитивнаго характера остальныхъ жаберныхъ мышцъ и не можетъ считаться мышцею челюстной дуги. Объяснить ходъ и прикрѣпленіе этой мышцы гораздо труднѣе, чѣмъ предыдущей, такъ какъ впереди ея нѣтъ висцеральной дуги. Если мы будемъ держаться тѣхъ отношеній мышцъ къ дугамъ, которыя являются въ жаберныхъ дугахъ, то должны

принять, что впереди аддуктора находилась еще висцеральная дуга, которая впоследствии исчезла. Въ настоящее время между различными частями скелета мы не находимъ такихъ, которыя могли бы быть приняты за остатокъ такой проблематичной висцеральной дуги. Изъ многихъ фактовъ однако очевидно, что именно переднія висцеральныя дуги подвергались въ своемъ филогенетическомъ развитіи наибольшимъ измѣненіямъ; это доказывается какъ строеніемъ этихъ дугъ, такъ и развитіемъ ихъ и физиологическимъ отправленіемъ, которое вѣроятно и служило главною причиною измѣненія. Можетъ быть болѣе подробныя изслѣдованія строения и развитія черепа низшихъ позвоночныхъ и выяснятъ характеръ этой проблематической висцеральной дуги; въ настоящее время, въ видѣ предположенія, можно указать на трабекулы, какъ на такую переднюю предротовую висцеральную дугу.

Во всякомъ случаѣ, разсмотрѣнные нами факты, относящіеся къ развитію и строенію головныхъ мышцъ, показываютъ, что головныя мышцы располагаются въ видѣ метамеръ, соответствующихъ по своему положенію метамерамъ черепа, и именно висцеральнымъ дугамъ. Метамерія мышцъ, выведенная эмбриологическимъ путемъ, совершенно подтверждается и анатомическими фактами, и именно отношеніемъ мышцъ къ нервамъ. Мышцы, принадлежащіе известнымъ висцеральнымъ дугамъ, иннервируются нервами соответствующими метамерамъ черепа, къ которымъ относятся эти дуги. Для болѣе нагляднаго представленія отношеній между мышцами, скелетомъ, нервами и висцеральными телами, соответствующими отдѣльнымъ метамерамъ, прилагаю здѣсь табличку, поясняющую эти отношенія.

| ВISCERAЛЬ-ВISCЕРАЛЬ- |                           | М У С К У Л Ы.                    |                                 | П Е Р В ЫЕ.                                    |
|----------------------|---------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|--|
| НЫЯ ЩЕЛИ.            | НЫЯ ДУГИ.                 | СПИННЫЕ.                          | БРЮШНЫЕ.                        |  |
| Отверстіе рта        | —                         | Adductor mandibulae               | Adductor mandibulae             | R. max. inf. n. trigemini.                     |
| Spiracula            | Первая (челюстная) дуга.  | Protractor hyomandib.             | Mylohyoideus.                   | R. max. inf. n. trigemini.                     |
| 1-я жаберная щель    | Hyomandibulare, hyoideum. | Retr. hyom. + opercularis         | часть constrictor superficialis | R. opercularis N. facialis                     |
| 2-я жаберная щель    | 1-я                       | Mm. levatores arcuum branchialium | Mm. interarcuales               | Rami branchiales nervi vagi (glossopharyngei). |
| 3-я жаберная щель    | 2-я                       |                                   |                                 |  |
| 4-я жаберная щель    | 3-я                       |                                   |                                 |  |
| 5-я жаберная щель    | 4-я                       |                                   |                                 |  |
|                      | 5-я                       |                                   |                                 |  |

## Г Л А В А XII.

### РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ КРОВСОБРАЩЕНІЯ.

#### 1. С Е Р Д Ц Е.

Сердце къ концу эмбриональнаго развитія является въ видѣ полрой трубки съ двумя отгертіями, изогнутой въ формѣ буквы S. Передній ковецъ сердца, артеріальный, пере-

ходитъ въ области висцеральныхъ дугъ въ аортическія дуги; въ задній конецъ открываются вены: 1) несущія кровь изъ передней и задней спинной части зародыша — кардинальныя вены съ Кювьеровымъ притокомъ, и 2) несущія кровь изъ брюшной стороны зародыша — *venae vittelo-intestinales* (*omphalo-mesentericae*). Стѣнки сердечной трубки, какъ видно изъ развитія сердца (стр. 201—209 ч. I), состоятъ изъ двухъ слоевъ и наружнаго (мезокардіальнаго), который даетъ впослѣдствіи начало мускульному слою сердца и внутренняго (эндокардіальнаго), превращающаго въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія въ эндокардій. Какъ мускульный, такъ и эндокардіальный слой во время эмбриональнаго развитія состоятъ только изъ одного слоя клетокъ.

Сердце сохраняетъ свою эмбриональную форму въ продолженіи первыхъ стадій (стадія А и В). Въ стадіи С оно уже изгибается, и въ это время въ немъ можно уже ясно различить предсердіе, желудочекъ и *bulbus arteriosus* (фиг. 160, At, Vt и BA). Форменныя измѣненія сердца и образованіе упомянутыхъ частей его до мельчайшихъ подробностей похожи на первыя стадіи развитія сердца высшихъ позвоночныхъ животныхъ; такъ какъ эти измѣненія у высшихъ животныхъ изучены весьма подробно, то я не буду останавливаться на нихъ и укажу только на главныя изъ нихъ. Сердечная трубка изгибается у стерляди въ томъ же направленіи какъ и у другихъ позвоночныхъ животныхъ, именно: венозный конецъ ея поднимается къзади и къверху, справа на лѣво, расширяется и образуетъ зачатокъ предсердія. Средняя часть трубки, въ которой именпо и происходитъ изгибъ, представляетъ зачатокъ желудочка, который сначала имѣетъ полушарообразную форму и отдѣляется отъ предсердія и *bulbus arteriosus* неглубокими желобками. Верхняя часть передняго колѣна изогнутой сердечной труб-

ки превращается въ *conus arteriosus*. Дальнѣйшія измѣненія формы сердца состоятъ въ томъ, что предсердіе сильно увеличивается въ объемъ и представляетъ форму овальнаго мѣшка; желудочекъ удлиняется кзади и принимаетъ конусообразную форму; такую же форму получаетъ и *conus arteriosus*, расширяясь въ своей задней части, пограничной съ желудочною. Въ такомъ состояніи, сердце уже имѣетъ форму похожую на дефинитивную.

Гораздо раньше, чѣмъ происходятъ описанныя здѣсь наружныя измѣненія, въ стѣнкахъ сердца уже начинается процессъ дифференцированія, ведущій въ концѣ концовъ къ обособленію въ сердцѣ упомянутыхъ трехъ частей: *conus arteriosus*, желудочка и предсердія. Зачатки этихъ частей сердца являются въ стадіи промежуточной между А и В и въ стадіи В, т. е. задолго еще до изгибація сердца, и становятся замѣтными вслѣдствіе различнаго измѣненія мезокардіальнаго (мускульнаго) и эндокардіальнаго слоевъ въ разныхъ частяхъ сердца. Такъ какъ эти измѣненія существенно важны, потому что представляютъ первый призвъкъ обособленія частей сердца, то мы рассмотримъ ихъ подробно.

Въ стадіи В сердце представляетъ еще форму трубки, суженной въ нижнемъ, венозномъ концѣ. Въ средней части сердце нѣсколько расширено; задняя часть его отдѣляется отъ средней неглубокимъ пережимомъ, составляющимъ зачатокъ *sulcus atrio-ventriculorum*; передняя имѣетъ форму цилиндрической трубки съ одинаковымъ діаметромъ на всемъ протяженіи. Значеніе каждаго изъ этихъ отдѣловъ, какъ зачатковъ частей сердца, понятно: передній отдѣлъ представляетъ зачатокъ *conus arteriosus* (фиг. 159 ВА), средний—желудочка (фиг. 159 Vt), задній—предсердія (фиг. 159 At). По своему строенію передній отдѣлъ отличается



сильнымъ развитіемъ эндокардіальнаго слоя, который преобладаетъ надъ мезокардіальнымъ; въ среднемъ отдѣлѣ преобладающимъ слоемъ является, напротивъ, мезокардіальный; въ нижнемъ—оба слоя развиты одинаково.

Мы видѣли, что во время эмбриональнаго развитія оба слоя трубкообразнаго сердца: мезокардіальный и эндокардіальный не плотно прилегаютъ другъ къ другу. Между ними находится полость (фиг. 76 ч. I), которая начинается еще при самомъ началѣ образованія сердца (фиг. 75 ч. I). Эндокардій, состоящій во время эмбриональнаго развитія изъ одного только слоя клѣтокъ (фиг. 76 Endz) похожихъ на эндотеліальныя, даетъ отростки внаружу, которыми онъ и прикрѣпляется къ мезокардію (фиг. 76 Hzw). Такое же отношеніе слоевъ сохраняется въ переднемъ и заднемъ отдѣлѣ сердца въ періодъ дифференцірованія его на камеры. Только въ среднемъ отдѣлѣ мускульный и эндокардіальный слои непосредственно прилегаютъ другъ къ другу.

Въ *conus arteriosus* и въ стадіи В (фиг. 159 ВА) между верхнимъ и нижнимъ слоями сохраняется полость только мѣстами, такъ какъ эндокардіальный слой во многихъ мѣстахъ уже прилегаетъ къ наружной (мускульной) стѣнкѣ сердца. Эндокардіальный слой (фиг. 159 Env) этой стадіи развитія представляетъ наиболѣе существенныя измѣненія, такъ какъ мезокардій по прежнему состоитъ изъ одного только слоя клѣтокъ, сближенныхъ между собою и на продольныхъ разрѣзахъ представляющихъ нѣкоторое подобіе эпителія. Главную массу эндокардіа составляетъ ткань, которая ближе всего подходитъ къ формѣ студенистой соединительной ткани. Эндокардіальное студенистое вещество состоитъ изъ веретенообразныхъ клѣтокъ, направленныхъ своими концами по продольной оси сердца, и изъ прозрачна-

го, совершенно однородного межклеточного вещества. Внутренняя поверхность эндокардіа выстлана слоем клеток, имѣющимъ всѣ свойства эндотелія и составляющимъ эндотелій сердца. Клетки эндотелія очень похожи на клетки эндокардіальнаго студня и отличаются отъ нихъ только своимъ положеніемъ и отсутствіемъ межклеточнаго вещества, раздѣляющаго ихъ. На основаніи этого сходства и на основаніи того, что внутренній слой трубкообразнаго сердца состоитъ сначала только изъ однослойнаго эндотелія (фиг. 76) можно придти къ заключенію, что студень эндокардіа происходитъ черезъ пролиферацію клетокъ первоначальнаго эндотелія. Между этими клетками образуется впоследствии межклеточное вещество, которое раздвигаетъ клетки другъ отъ друга и придаетъ всей ткани форму студенистой соединительной ткани. Въ пользу такого толкованія говоритъ, съ одной стороны, необыкновенно тѣсная связь между эндотеліемъ и студенистымъ веществомъ, съ другой существованіе остатковъ полости, находящейся между эндо- и мезокардіемъ.

И такъ, измѣненія передвей части трубкообразнаго сердца (зачатка *bulbus arteriosus*) состоятъ въ разрастаніи однослойнаго зачатка эндокардіа и въ обособленіи въ немъ однослойнаго эндотелія отъ многослойнаго студенистаго вещества. Мезокардій не принимаетъ никакого участія въ этихъ измѣненіяхъ.

Совершенно иной характеръ имѣютъ измѣненія средней части трубкообразнаго сердца, составляющей *зачатокъ желудочка*. Здѣсь эндокардіальный слой остается пассивнымъ, а мезокардіальный, напротивъ, весьма сильно утолщается. Мезокардіальный слой превращается въ мышечный слой желудочка, развитый въ этой части сердца несравненно больше, чѣмъ во всѣхъ остальныхъ. Въ стадіи В можно уже

замѣтить, что мезокардій утолщается неравномерно на всемъ протяженіи будущаго желудочка и, что будущая верхняя стѣнка желудочка гораздо менѣе утолщена, чѣмъ нижняя. Утолщенія мезокардіа, какъ въ верхней, такъ и въ нижней стѣнкѣ зачатка желудочка являются въ видѣ выростовъ, направляющихся отъ наружной поверхности сердца внутри, къ эндокардію. Внутренніе, свободные концы этихъ выростовъ прикрыты эндотелиемъ, натянутымъ въ видѣ одного слоя плоскихъ клѣтокъ на внутренней поверхности мезокардіа. Выросты мезокардіальнаго слоя имѣютъ теперь направление перпендикулярное продольной оси сердца, въ послѣдствіи, когда сердце изгибается, они даютъ отростки и перекрещиваются другъ съ другомъ въ различныхъ направленияхъ. Вслѣдствіе этого стѣнка желудочка сердца принимаетъ пещеристое строеніе.

Задній отдѣлъ сердца, зачатокъ *предсердія* (фиг. 159, A) измѣняется менѣе всѣхъ прочихъ. Какъ мезокардіальный, такъ и эндокардіальный слои его состоятъ изъ одного слоя клѣтокъ и отличаются отъ эмбриональнаго состоянія только тѣмъ, что они болѣе сближены другъ съ другомъ. Между зачаткомъ желудочка и предсердія, соотвѣтственно *sinus atrio-ventriculorum* эндокардій утолщается; это утолщеніе, вдающееся въ полость сердца, составляетъ зачатокъ атрио-вентрикулярнаго клапана (фиг. 159 KI).

Въ стадіи C (фиг. 160) сердце изогнуто такъ, что прежняя средняя часть его — желудочекъ — образуетъ средину: предсердіе и *bulbus arteriosus* оба колѣна изогнутой трубки: переднее — *bulbus arteriosus* и заднее — предсердіе. *Conus arteriosus* (фиг. 160 BA) представляетъ мало измѣненій сравнительно съ предыдущею стадіею развитія. Мезокардіальный слой его состоитъ по прежнему изъ одного слоя мышечныхъ клѣтокъ. Эндокардій разрастается и непосред-

ственно прилегаетъ къ мезокардію; вслѣдствіе этого полость между этими обоими слоями совершенно уничтожается.

Предсердіе не представляетъ никакихъ существенныхъ измѣненій относительно своего гистологическаго строенія; оно разрастается въ ширину и представляетъ уже въ этой стадіи развитія большой толстоѣнный мѣшокъ, сѣуженный по направленію къ желудочку. Атріо-вентрикулярный клапанъ (фиг. 160 KI) также вырастаетъ и въ видѣ закругленной пластинки вдается внутрь желудочка.

Наиболѣе измѣняется *желудочекъ*, мышечная стѣнка котораго утолщается и вдается внутрь въ видѣ переплетающихся между собою мышечныхъ перекладинъ. Эндотелій (фиг. 160 Endt) входитъ между перекладинами и одѣваетъ поверхность ихъ. Всѣ перекладки прикрѣпляются нижнимъ концомъ къ нижней стѣнкѣ желудочка, верхнимъ къ верхней стѣнкѣ его, на границѣ съ предсердіемъ. Расположеніе и способъ прикрѣпленія мышечныхъ перекладинъ къ стѣнкѣ желудочка довольно характеренъ для этой и послѣдующей стадіи развитія. Всѣ перекладки прикрѣпляются къ верхней стѣнкѣ въ одной точкѣ, непосредственно впереди предсердія и отсюда расходятся въ видѣ лучей къ наружной стѣнкѣ желудочка. Такое расположеніе мышцъ желудочка замѣтно и въ стадіи промежуточной между C и D (фиг. 162). Въ стадіи D (фиг. 161) мышечныя перекладки сближаются другъ съ другомъ, вытягиваются въ длину и ложатся по направленію продольной оси сердца. Вслѣдствіе этого стѣнка желудочка мало по малу утрачиваетъ свое каверпозное строеніе и становится болѣе плотной.

Въ стадіи D начинается также образованіе клапановъ въ *conus arteriosus*. Они происходятъ, также какъ и атріо-вентрикулярные каналы, въ видѣ пластинчатыхъ отростковъ эндокардія, растущихъ внутрь полости сердца.

*Развитіе перикардія*, какъ мы видѣли въ 1-й части, начинается одновременно съ развитіемъ сердца. Къ концу эмбриональнаго развитія, сердце, представляющее еще простую цилиндрическую трубку, окружено перикардіальнымъ мышкомъ, состоящимъ изъ одного слоя плоскихъ клѣтокъ. Перикардіальный мышокъ, образующійся описаннымъ выше способомъ не соответствуетъ однако дефинитивному перикардію, а полость его не соответствуетъ перикардіальной полости взрослыхъ стерлядей. Эмбриональная перикардіальная полость, которую мы можемъ назвать, въ отличіе отъ дефинитивной — *первичною*, какъ есть основаніе предполагать изъ позднихъ стадій пост-эмбриональнаго развитія, преращается въ полость, находящуюся между стѣнками сердца и висцеральною пластинкою дефинитивнаго перикардія, а стѣнка первичнаго перикардія представляетъ ничто иное, какъ висцеральную пластинку дефинитивнаго перикардія. У взрослыхъ стерлядей остатокъ первичной перикардіальной полости является въ видѣ промежутковъ, лежащихъ между лимфатическими железистыми массами и трабекулами. *Р. Гертвиг* <sup>(1)</sup> называетъ эти полости „*Umhüllungs-  
räume*“.

Въ стадіи С (фиг. 163 Pch) перикардіальная полость становится меньше сравнительно съ предыдущими стадіями развитія, вслѣдствіе того, что сердце растетъ быстрее, чѣмъ перикардій. Стѣнка первичнаго перикардія окружена въ этой стадіи развитія слоемъ клѣтокъ, который теперь еще довольно плотно прилегаетъ къ ней. Этотъ слой клѣтокъ составляетъ продолженіе боковыхъ пластинокъ мезодерма

---

<sup>(1)</sup> *R. Hertwig*. Die lymphoiden Drüsen auf der Oberfläche des Störchens (Arch. f. microsc. Anatomie Bd. 9).

и представляет зачатокъ паріетальнаго листа перикардія. Къ сожалѣнію я не имѣлъ случая изслѣдовать болѣе позднія стадіи развитія перикардія и не могъ прослѣдить измѣненія его съ желаемою полнотою. На основаніи описываемой теперь стадіи развитія и на основаніи строенія сердца и перикардія взрослых осетровъ, я прихожу къ заключенію, что заростаніе первичной перикардіальной полости идетъ одновременно съ развитіемъ лимфатическихъ железъ сердца и обусловливается послѣднимъ. Образованіе дефинитивной полости перикардія происходитъ черезъ расширеніе пространства лежащаго между паріетальной и висцеральной пластинкой перикардія.

Уже давно извѣстно, что поверхность сердца у осетровыхъ рыбъ покрыта буграми, значеніе которыхъ некогда ковывалось различными анатомами различно. Въ настоящее время не подлежитъ сомнѣнію, что эти органы суть *лимфатическія железы*; по изслѣдованію *Р. Гертвига* (<sup>1</sup>) онѣ происходятъ изъ висцеральнаго листа перикардія. Въ стадіи С отъ висцеральнаго листа (стѣнки первичной перикардіальной полости) отходятъ полые отростки въ видѣ слѣпыхъ мѣшковъ, направленныхъ слѣпыми концами къ стѣнкѣ сердца. На фиг. 163 видно нѣсколько такихъ мѣшковъ, изъ которыхъ одинъ разрѣзанъ по всей длинѣ вдоль; на этомъ послѣднемъ (фиг. 163 Lpd) связь съ висцеральной пластинкой перикардія видна очень ясно. Положеніе упомянутыхъ мѣшковъ и отношеніе ихъ къ перикардію даютъ довольно вѣрныя указанія относительно ихъ значенія. Руководствуясь этими признаками, мнѣ кажется, можно съ болышею долею вѣроятія сказать, что эти мѣшки представляютъ зачатки лимфатическихъ железъ сердца.

(<sup>1</sup>) loc. cit.

## 2. КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ.

Недостатокъ прозрачности молодыхъ стерлядокъ и незначительная величина ихъ составляютъ довольно важныя препятствія при изслѣдованіи кровеносныхъ сосудовъ. Когда въ болѣе позднихъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія рыбы становятся прозрачнѣе, выступаетъ другое препятствіе, а именно развитіе пигмента въ различныхъ мѣстахъ тѣла, которое въ значительной степени мѣшаетъ изслѣдованію сосудовъ. Поэтому развитіе нѣкоторыхъ частей сосудистой системы, главнымъ образомъ глубокихъ сосудовъ, не можетъ быть изслѣдовано во всѣхъ подробностяхъ.

Мы видѣли, что въ эмбриональномъ состояніи образуются уже большіе артеріальныя и венозные стволы, жаберные сосуды и сосуды такъ называемаго желточного пузыря. Эти сосуды мы находимъ и у вылупившейся стерлядки, съ которой мы и начнемъ наше описаніе.

*Артеріальная система* въ стадіи А не представляетъ выдающихся особенностей сравнительно съ другими рыбами и вообще зародышами позвоночныхъ животныхъ. Изъ передняго конца сердца отходятъ аортическія стволы въ висцеральныя дуги; переходя на спинную сторону по всей вѣроятности они соединяются вмѣстѣ для образованія корня аорты. Я могъ прослѣдить аортическія дуги только въ ихъ среднихъ частяхъ, такъ какъ заднія части ихъ, вслѣдствіе непрозрачности рыбы совершенно ускользаютъ отъ наблюденія. У вылупившейся стерлядки (фиг. 86, 1, 2, 3) я могъ различить только три аортическія дуги, соотвѣтственно количеству жаберныхъ дугъ. Каждая сосудистая дуга проходитъ по срединѣ висцеральной. Отъ передней аортической дуги отходитъ сосудъ впередъ, который нѣсколько загигается на спинную сторону по направленію къ тому мѣсту,

гдѣ находится глазъ. Эта артерія соотвѣтствуетъ артеріи, описанной *Бэрромъ* <sup>(1)</sup> у зародышей костистыхъ рыбъ подъ именемъ мозговой артеріи съ вѣтвью къ глазу (*arteria ophthalmica*). Въ задней части головы всѣ аортическія дуги сходятся вмѣстѣ и образуютъ два ствола, лежащіе подъ хордою и сливающіеся нѣсколько дальше назадъ въ одинъ общій стволъ—аорту. Аорта у стерлядей, какъ видно изъ эмбриональнаго развитія образуется не изъ двухъ стволовъ, какъ у многихъ другихъ позвоночныхъ животныхъ, но съ самаго начала представляетъ одинъ непарный сосудъ. Въ этомъ отношеніи ганонды отличаются отъ, близкихъ къ нимъ по системѣ, селакій, у которыхъ, какъ и у птицъ и млекопитающихъ аорта является сначала въ видѣ парныхъ сосудовъ. Весьма вѣроятно, что существованіе одинарнаго или парнаго ствола аорты находится въ связи съ способомъ образованія сердца, и что аорта является парною у тѣхъ животныхъ, у которыхъ зачатокъ сердца парный, и наоборотъ, непарною у не имѣющихъ парнаго зачатка сердца. У селакій находится сначала парная аорта и парный зачатокъ сердца, у ганондъ—непарная аорта и непарный зачатокъ сердца.

На всемъ протяженіи аорты отъ нея отходятъ сосуды вверхъ, которые располагаются между мускульными пластинками, загибаются дугообразно на спинной сторонѣ и переходятъ въ вены. Эти сосуды (фиг. 86 Aivt) соотвѣтствуютъ *arteriae intervertebrales* мальковъ костистыхъ рыбъ. У костистыхъ рыбъ ходъ и развѣтвленіе этихъ артерій нѣсколько иное чѣмъ у стерляди. У *Cyprinus Blicca*, по *Бэру*, въ первый день пост-эмбриональнаго развитія не всѣ по-

---

<sup>(1)</sup> *C. E. v. Baer. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische.*



звонки снабжены этими артеріями; межпозвоночныя артеріи и вены у нихъ чередуются такъ, что на каждый позвонокъ приходится артерія, или вена. У стерляди на каждый позвонокъ приходится артерія и вена. Артеріи лежатъ позади венъ.

Аорта не доходитъ до задняго конца хорды; она оканчивается впрочемъ недалеко отъ послѣдняго. Задній конецъ аорты непосредственно переходитъ въ вену совершенно также какъ и у костистыхъ рыбъ (см. *Boer loc. cit.* фиг. 20). Соединеніе обоихъ сосудовъ происходитъ посредствомъ дугообразнаго сосуда (фиг. 86 Vbg), находящагося между задними концами аорты и хвостовой вены.

Венозная система въ стадіи А нѣсколько сложнѣе артеріальной. Между венозными сосудами можно различать двѣ группы: 1) вены, идущія на спинной сторонѣ тѣла и соотвѣтствующія венамъ тѣла другихъ животныхъ (кардинальныя вены) и 2) вены, находящіяся на брюшной сторонѣ и проходящія вдоль пищеварительнаго канала и на желточномъ пузырьѣ; эти послѣдніе сосуды соотвѣтствуютъ желточнымъ венамъ. У вылупившейся стерляди существуютъ уже и кардинальныя, и желточные вены.

Кардинальныя вены не представляютъ никакихъ особенностей сравнительно съ такими же сосудами другихъ рыбъ. На задней части тѣла, не далеко отъ заднепроходоваго отверстія, онѣ (фиг. 86 V. Card) соединяются вмѣстѣ и переходятъ въ хвостовую вену (*v. caudalis*)—(фиг. 86. Vcaud). Въ стадіи А я могъ различить только заднія кардинальныя вены и, не смотря на всѣ усилія, не могъ найти переднихъ кардинальных (*v. jugularis*) венъ. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія (начиная съ стадіи С) *v. jugulares* можно найти безъ труда. На основаніи этихъ наблюденій весьма вѣроятно, что переднія кардинальныя вены образу-

ются гораздо позднее заднихъ. Заднія кардинальныя вены переходятъ на передней части въ поперечные довольно длинныя сосуды, направляющіеся къ сердцу и открывающіеся въ задній конецъ послѣдняго (фиг. 86 Dc). Эти сосуды составляютъ Кювьеровы протоки (*Ductus Cuvieri*), какъ легко можно убѣдиться по положенію ихъ и отношенію къ сердцу. Когда образуются переднія кардинальныя вены, то и оны, соединяясь съ задними, также открываются въ Кювьеровы протоки. На всемъ протяженіи кардинальныхъ венъ отъ нихъ отходятъ поперечные сосуды, помѣщающіеся между мускульными пластинками (фиг. 86 Vint). По своему положенію они соотвѣтствуютъ межпозвоночнымъ артеріямъ и лежатъ въ междумускульныхъ перегородкахъ возлѣ артерій. Поэтому ихъ можно назвать межпозвоночными венами (*v. intervertebrales*). Выше было уже сказано, что *art. intervertebrales* переходятъ дугообразно въ *v. intervertebrales*, какъ это видно на фиг. 86. Въ каждой сосудистой дужкѣ, обнимающей мускульную пластинку межпозвоночная вена лежитъ впереди артерій.

Отъ хвостовой вены, на уровнѣ заднепроходнаго отверстія, отходитъ венозный стволъ, сопровождающій заднюю кишку на всемъ ея протяженіи (фиг. 86 Vab). Эта вена несетъ часть крови, поступающей въ хвостовую вену, впереди и по брюшной сторонѣ и принадлежитъ къ группѣ желточныхъ венъ. Я называю ее брюшной веною (*v. abdominalis*). Въ стадіи А она соединяется съ системой кардинальныхъ венъ только на заднемъ своемъ концѣ; въ послѣдствіи же, когда уничтожается непосредственный переходъ аорты въ *v. caudalis* черезъ дугообразный соединительный сосудъ, соединеніе *v. abdominalis* съ хвостовою веною совершается при помощи особыхъ поперечныхъ сосудовъ, образующихся вновь.

Брюшная вена, подходя къ желточному пузырю, прерывается и соединяется съ цѣлой сѣтью сосудовъ, расположенныхъ на желточномъ пузырьѣ. Такъ какъ эти сосуды (фиг. 86 Vg) занимаютъ поверхностное положеніе, лежатъ тотчасъ же подъ кожей, то на живыхъ экземплярахъ можно довольно легко прослѣдить ихъ ходъ. Въ стадіи А сосуды желточного пузыря состоятъ изъ продольныхъ сосудовъ расположенныхъ въ двѣ группы, и соединенныхъ поперечными анастомозами (на фиг. 86 нарисована только лѣвая группа желточныхъ венъ; правая имѣетъ совершенно такое же положеніе). Подходя къ сердцу, всѣ мелкіе желточные сосуды каждой группы сливаются вмѣстѣ и образуютъ большой и очень широкій венозный стволъ который направляется къ заднему концу сердца и впадаетъ въ него между мѣстами впаденія Кювьеровыхъ протоковъ (фиг. 86). Желточные вены впадаютъ въ сердце двумя такими сосудами.

Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія венозная система представляетъ значительныя измѣненія. Больше всего измѣняются абдоминальная и желточные вены. Кардинальные вены не представляютъ существенныхъ перемѣнъ, такъ какъ въ стадіи А они имѣютъ уже дѣфинитивное положеніе, такое же, какъ у взрослой стерляди, за исключеніемъ конечно отсутствія *v. jugulares*, которыя образуются послѣ вылупленія стерляди.

Съ развитіемъ спиральнаго клапана въ задней кишкѣ, отношеніе хвостовой вены къ абдоминальной измѣняется. По ходу спиральнаго клапана между хвостовой и брюшной веной образуются поперечные венозные стволы, помѣщаемые между спиралями вѣтвистаго клапана. Сначала такихъ сосудовъ образуется только три, которые проходятъ въ задней части кишки, впоследствии же количество ихъ

увеличивается образованіемъ новыхъ, переднихъ сосудовъ. Вслѣдствіе образованія поперечныхъ сосудовъ, кровь проходитъ изъ хвостовой вены не непосредственно въ абдоминальную, но переходитъ черезъ поперечные сосуды.

Желточные вены (фиг. 86 Vg) измѣняются соответственно съ измѣненіемъ желточного пузыря и развитіемъ печени. Въ стадіи В—С, когда печень становится видимою черезъ наружные покровы, желточные вены становятся менѣе явственными и въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія онѣ уже совершенно незамѣтны. Одновременно съ исчезновеніемъ желточныхъ венъ на наружной поверхности желточного пузыря, можно замѣтить на продольныхъ разрѣзахъ, обширные сосуды, лежащіе въ печени (фиг. 170 Vhr). Такъ какъ развитіе венъ печени идетъ рука объ руку съ исчезновеніемъ желточныхъ венъ, то я думаю, что самое исчезновеніе можно объяснить тѣмъ, что желточные вены захватываются развивающеюся печенью и превращаются въ вены печени. Въ пользу этого говоритъ то, что брюшная вена, падающая въ непосредственномъ соединеніи съ желточными венами, превращается въ воротную вену (*v. portae*). На живыхъ стерлядяхъ изъ стадій В—С, С и D можно очень удобно прослѣдить какъ кровь движется по *v. abdominalis* впередъ до *ductus hepaticus*; далѣе, вслѣдствіе непрозрачности печени, ходъ венъ изслѣдовать нельзя, и для изслѣдованія его надо прибѣгнуть къ разрѣзамъ, которые служатъ хорошими объектами для изслѣдованія сосудовъ внутри органовъ.

Изъ всего сказаннаго слѣдуетъ, что у вылупившейся стерляди одна часть венозной системы, имѣя система кардинальных венъ, существуетъ уже въ такой формѣ, которая непосредственно и безъ особыхъ измѣненій переходитъ въ дефинитивную, другая же—система желточныхъ венъ—

измѣняется и превращается въ концѣ концовъ въ систему воротной вены.

---

Сравнивая развитіе сердца и кровеносныхъ сосудовъ стерляди съ развитіемъ этихъ органовъ у другихъ позвоночныхъ животныхъ, нетрудно замѣтить изъ сообщенныхъ фактовъ, что общій ходъ развитія органовъ кровообращенія не представляетъ никакихъ существенныхъ особенностей сравнительно съ извѣстными въ эмбриологіи фактами по этому предмету. Стерлядь представляетъ только новое доказательство послѣдовательности развитія органовъ кровообращенія позвоночныхъ животныхъ и связи, которая существуетъ между различными классами этого типа. Поэтому я не буду долго останавливаться на сравненіи развитія сосудистой системы стерляди съ развитіемъ ея у другихъ позвоночныхъ животныхъ и ограничусь только нѣсколькими замѣчаніями относительно брюшного отдѣла венозной системы: *vena abdominalis* и желточныхъ венъ. У гаюидъ и селахій форма такъ называемаго желточного пузыря различна, также какъ и отношенія этого пузыря къ тѣлу. Поэтому конечно слѣдуетъ предполагать, что и сосудистая система желточныхъ пузырей будетъ также представлять отличія у обоихъ этихъ порядковъ рыбъ. Такъ какъ соединеніе желточного пузыря съ тѣломъ у селахій похожее нѣсколько на соединеніе его у амніотъ, происходитъ посредствомъ кишечно—желточного протока, то можно было бы предполагать, что и сосуды, располагающіеся на желточномъ пузырьѣ селахій и амніотъ будутъ представлять между собою сходство. У селахій можно ожидать такую форму развитія кровеносныхъ сосудовъ желточного пузыря, изъ которой можно было бы, съ одной стороны вывести

форму сосудовъ амніотъ съ другой уяснить себѣ различіе въ развитіи сосудовъ послѣднихъ съ развитіемъ ихъ у анапій, т. е. переходную форму сосудистой системы между этими двумя главными группами позвоночныхъ животныхъ. Поэтому сравненіе развитія желточныхъ сосудовъ стерлядей и селакій обязано быть весьма плодотворнымъ для общеній относительно развитія эмбріональнаго кровообращенія. Къ сожалѣнію въ настоящее время это сравненіе не можетъ дать желаемыхъ результатовъ, такъ какъ изъ фактовъ извѣстныхъ относительно развитія сосудовъ у селакій можно заключить только о различіи ихъ какъ съ ганоидами, такъ и съ амніотами, но не о сходствѣ. По изслѣдованіямъ Бальфура<sup>(1)</sup>, органы кровообращенія желточнаго пузыря у *Scyllium* устроены по совершенно другому типу, чѣмъ у амніотовъ (loc. cit. стр. 237). Съ другой стороны изъ описанія и рисунковъ Бальфура видно, что эти органы устроены также совершенно иначе, чѣмъ и у ганондъ. При этомъ я долженъ замѣтить, что отношеніе венъ желточнаго пузыря у селакій къ венамъ тѣла совершенно не выяснено у Бальфура, какъ равно, къ сожалѣнію, не изслѣдовано и образованіе воротной системы печени. Все это конечно затрудняетъ сравненіе венозной системы желточнаго пузыря селакій и ганондъ и отношеніе между венозной системой послѣднихъ и амніотъ. Поэтому, я удержусь отъ окончательнаго опредѣленія гомологій желточныхъ венъ стерляди съ венами амніотъ и замѣчу только, что противъ этой гомологій не существуетъ никакихъ существенныхъ доводовъ. Желочныя вены стерляди, какъ и *venae omphalo-mesentericae* амніотъ располагаются на жел-

(<sup>1</sup>) A Monograph etc. стр. 233—237.

точномъ пузырь и открываются въ задній конецъ сердца. У амфиотъ онѣ не принимаютъ участія въ образованіи воротной вены; но это происходитъ потому, что съ появленіемъ пупочныхъ венъ, онѣ утрачиваютъ свое первоначальное значеніе и уступаютъ его послѣднимъ. У стерляди и по всей вѣроятности у другихъ рыбъ и амфибій (*Götte, Unke*), гдѣ не существуетъ пупочныхъ венъ, желточные вены суть единственныя, которыя несутъ кровь изъ брюшной части тѣла въ сердце и, при образованіи печени, захватываются ею, превращаясь вмѣстѣ съ абдоминальною веною въ воротную вену (*v. portae*).

## Г Л А В А XIV.

### РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ ПИЩЕВАРЕНІЯ.

#### 1. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ КАНАЛЪ.

Какъ видно изъ исторіи эмбриональнаго развитія (часть 1-я), пищеварительный каналъ принадлежитъ къ числу самыхъ первыхъ (по времени) образованія органовъ стерляди. Онъ начинается развиваться при переходѣ бластулы въ гастролу и является сначала въ формѣ мѣшка, открытаго наружу Русконіевымъ отверстіемъ (бластопоромъ). По окончаніи инвагинаціи энтодерма для образованія пищеварительной полости Русконіево отверстие замыкается, какъ это было описано въ 1-й части, и пищеварительная полость представляетъ замкнутый мѣшокъ, сообщающійся съ по-

лостью спинномозговой трубки. Въ замкнутой пищеварительной полости можно уже различить туловищную (среднюю) часть (фиг. 50, 51 Pd) отъ задней; первая представляетъ зачатокъ передней и средней кишки, вторая—задней. Средняя часть пищеварительной полости ограничивается со спинной стороны однимъ слоемъ кѣлокъ (фиг. 50 и 51 En), брюшная же стѣнка ея состоитъ изъ утолщенія (фиг. 50 и 50 En'), соответствующаго такъ называемому кишечно-железистому зачатку амфибій („Darmdrüsenkeim“ Ремака). На брюшной сторонѣ средняя часть пищеварительнаго канала удлинняется, какъ и у амфибій въ слѣпой отростокъ (фиг. 49, 50 и 51 Pd'), (дополнительная часть пищеварительной полости) — который, по видимому, не принимаетъ никакого участія въ развитіи пищеварительнаго канала и представляетъ провизорное образованіе, морфологическое значеніе котораго не совсѣмъ ясно. Задняя кишка представляетъ трубку, довольно широкую во время существованія бластопора и постепенно суживающуюся, во время замыканія бластопора. Стѣнки задней кишки состоятъ изъ одностойнаго эпителія. Къ концу эмбриональнаго развитія происходитъ образованіе ануса и атрофія трубки, соединяющей пищеварительную полость съ спинномозговой трубкой. Образованіе ануса, описанное въ 1-й части (стр. 215 и 216), нарисовано на фиг. 167. Оно начинается появленіемъ въ задней части пищеварительнаго канала слѣпаго отростка, который растетъ по направленію къ экзодерму и приподнимаетъ его въ видѣ бугра (фиг. 167 Rc). Слѣпой *анальный* отростокъ кишки, раздѣляетъ заднюю кишку на двѣ части: переднюю — *преанальную*, которая лежитъ впереди анальнаго слѣпаго отростка (фиг. 167 Jer) и заднюю — *постанальную*, лежащую кзади отъ анальнаго отростка и простирающуюся отъ послѣдняго до задняго конца спинно-



мозговой трубки. Преанальная кишка составляет зачатокъ definitivoй задней кишки, пост-анальная—не принимаетъ никакого участія въ образованіи пищеварительнаго канала и вскорѣ совсѣмъ исчезаетъ. Къ концу развитія она теряетъ полость, а у вылупившихся стерлядей я не находилъ уже и слѣда ея.

Въ началѣ пост-эмбриональнаго развитія образуется отверстіе рта; приготовительные процессы къ образованію этого отверстія, именно появленіе ротоваго углубленія и срастаніе слѣпаго передняго конца пищеварительной полости со стѣнкою этого углубленія были описаны въ 1-й части. Образованіе ротоваго отверстія я не имѣлъ случая наблюдать, но полагаю, что оно происходитъ, какъ и въ большинствѣ случаевъ, черезъ разрушеніе эктодермическихъ и энтодермическихъ вѣткокъ въ мѣстѣ соприкосновенія обоихъ этихъ листовъ.

Пищеварительный каналъ вылупившейся личинки состоитъ изъ трехъ частей: 1) передней кишки, которая открывается отверстіемъ рта, даетъ начало жабернымъ мѣшкамъ, прорывающимся жаберными отверстіями и соединяется съ средней кишкой на спинной сторонѣ послѣдней 2) средней кишки, которая, какъ и передняя, не представляетъ форму кишки, а имѣетъ скорѣе форму пузыря съ сильно утолщенной брюшной и тонкой спинной стѣнками; полость средняго отдѣла пищеварительнаго канала къ концу эмбриональнаго развитія наполняется клѣтками кишечно-железистаго зачатка до того, что совершенно почти исчезаетъ. Средняя кишка, благодаря обилію питательнаго матеріала, заключающагося въ ней, выдается въ зародышѣ на подобіе пузыря и составляетъ такъ называемый желточный пу-

зырь<sup>(1)</sup> (фиг. 86 Db, фиг. 171 Mg). 3) Задняя кишка (фиг. 86 R) начинается у корня хвоста и идетъ въ видѣ трубки, постепенно суживающейся кзади, къ заднепроходному отверстию, которымъ она и открывается наружу. Вскорѣ послѣ вылупленія зародыша изъ яйца начинается развитіе каждой изъ этихъ частей, которое къ концу третьей недѣли жизни стерляди болѣе или менѣе оканчивается. У трехнедельныхъ стерлядей въ пищеварительномъ каналѣ находится очень мало желтка, а различные отдѣлы пищеварительнаго канала принимаютъ форму, сходную съ дефинитивной. Послѣ этихъ предварительныхъ замѣчаній мы можемъ перейти къ описанію развитія каждой изъ названныхъ сейчасъ частей.

1) *Передняя кишка* (фиг. 171 Vd) въ общемъ имѣетъ форму воронки сплюсненной со спинной стороны на брюшную. Она заходитъ заднимъ своимъ концомъ за переднюю часть средней кишки (Mg) и открывается на спинной сторонѣ въ послѣднюю. Большая часть передней кишки идетъ на образованіе жабернаго аппарата, которое было описано въ 1-й части. Здѣсь я упомяну только о томъ что образованіе жаберныхъ отверстій происходитъ въ началѣ пост-эмбриональнаго развитія. Не всѣ жаберныя отверстия появляются за-разъ; сначала образуются переднія, потомъ за ними слѣдуютъ заднія.

Въ стадіи В начинается образованіе *жаберныхъ пластинокъ*, которыя въ слѣдующей стадіи развитія значительно вырастаютъ. Жаберныя пластинки образуются какъ выро-

---

<sup>(1)</sup> Я называю эту часть желточнымъ пузыремъ только на основаніи наружнаго сходства ея съ желточнымъ пузыремъ костистыхъ рыбъ. У стерлядей желточный пузырь представляетъ однако существенную разницу отъ одноименнаго образованія костистыхъ рыбъ, такъ какъ онъ состоитъ изъ энтодермическихъ кѣлокъ, изъ которыхъ центральныя превращаются въ питательный желтокъ, периферическія же непосредственно переходятъ въ стѣнку будущаго пищеварительнаго канала.

сты слизистой оболочки, отдѣвающей края жаберныхъ дугъ. Слизистая оболочка утолщается и на краю ея появляются маленькія бугорки, которые составляютъ начало жаберныхъ пластинокъ. На краю каждой жаберной дуги образуется по два продольныхъ утолщенія, идущихъ параллельно другъ другу; вслѣдствіе этого жаберныя пластинки представляютъ парные отростки жаберныхъ дугъ. Образованіе и ростъ жаберныхъ пластинокъ происходятъ не одновременно на протяженіи всей жаберной дуги. Въ задней части этотъ процессъ идетъ быстрѣе чѣмъ въ передней, поэтому въ задней части мы встрѣчаемъ болѣе развитыя пластинки, чѣмъ въ передней, какъ это видно изъ сравненія фиг. 128 и 131. На фиг. 128, представляющей горизонтальный разрѣзъ изъ задней части тѣла стерляди жаберныя пластинки являются въ видѣ довольно длинныхъ цилиндрическихъ отростковъ, тогда какъ на фиг. 131 слизистая оболочка представляетъ только зачатки жаберныхъ пластинокъ, являющіеся въ формѣ маленькихъ бугорковъ.

По мѣрѣ развитія жаберныхъ пластинокъ въ нихъ образуются сосуды. Въ полномъ развитомъ состояніи каждая пластинка заключаетъ два сосуда, переходящіе другъ въ друга на закругленномъ концѣ пластинки. Наружный сосудъ—артеріальный, внутренний, проходящій по внутреннему краю пластинки—венозный. Стѣнки сосудовъ устланы эпителиемъ который можно очень легко наблюдать на свѣжихъ и на просвѣтленныхъ препаратахъ.

Задняя часть передней кишки, слѣдующая за жаберною полостью (респираторнымъ или головнымъ отдѣломъ пищеварительнаго канала), превращается въ *пищеводъ*. Она представляетъ сплюснутую, воронкообразную трубку, открывающуюся въ заднюю стѣнку средней кишки. У вылупившихся стерлядей эта часть пищеварительнаго канала представл-

еть короткую трубку; въ стадіи С трубка удлинняется и въ стадіи D представляетъ уже длинную трубку, открывающуюся по прежнему въ заднюю часть желудка; къ концу третьей недѣли эпителий oesophagus становится мерцательнымъ. Клѣтки его отличаются чрезвычайно толстымъ кутикулярнымъ ободкомъ, помѣщающимся подъ мерцательными волосками. На поперечныхъ разрѣзахъ этотъ ободокъ является въ видѣ рѣзко очерченной линіи, ограничивающей внутреннюю поверхность пищевода.

2. *Средняя кишка.* Подъ именемъ средней кишки слѣдуетъ различать у молодыхъ стерлядей не тотъ отдѣлъ, который обозначается этимъ именемъ у взрослыхъ. Выше было сказано уже, что изъ эмбриональной средней кишки развиваются не только тонкія кишки, но и желудокъ, слѣдовательно часть пищеварительнаго канала, относимая обыкновенно къ передней кишкѣ. Средняя кишка образуется изъ первичной пищеварительной полости, появляющейся ранѣе всѣхъ другихъ отдѣловъ пищеварительнаго канала черезъ инвагинацію энтодерма. Другіе отдѣлы (передняя и задняя кишка) образуются изъ нея впоследствии и представляютъ по своему строенію значительныя отличія отъ средней кишки: стѣнки ихъ состоятъ изъ однослойнаго эпителия съ небольшимъ количествомъ питательнаго желтка, тогда какъ брюшная стѣнка средней кишки состоитъ изъ комка клѣтокъ (кишечножелезистый зачатокъ). Поэтому границу средней кишки отъ другихъ отдѣловъ пищеварительнаго канала, во всѣхъ стадіяхъ эмбриональнаго и пост-эмбриональнаго развитія, опредѣлить весьма легко. Переднюю границу ея составляетъ задняя часть передней кишки; заднею границею ея будетъ начало хвостовой части пищеварительнаго канала,—начало задней кишки (см. фиг. 171 Jnt, Vd, Mg).

Къ концу эмбріональнаго развитія въ средней кишкѣ происходятъ весьма существенныя гистологическія измѣненія. Центральныя клѣтки кишечно-железистаго зачатка (брюшной стѣнки средней кишки) теряютъ ядра и превращаются въ комки питательнаго матеріала. Онѣ теряютъ также связь между собою и наполняютъ всю прежнюю первичную пищеварительную полость. На поперечныхъ разрѣзахъ, изъ послѣднихъ стадій эмбріональнаго развитія, полости замѣтить уже нельзя. Спинная стѣнка средней кишки состоитъ по прежнему изъ одного слоя эпителиальныхъ клѣтокъ. На брюшной стѣнкѣ также можно различить слой клѣтокъ съ ядрами, представляющій зачатокъ будущей эпителиальной брюшной стѣнки средней кишки и вмѣстѣ съ тѣмъ остатокъ периферическихъ клѣтокъ кишечно-железистаго зачатка. Эти клѣтки больше клѣтокъ спинной стѣнки кишки потому что они заключаютъ большее количество питательнаго матеріала, чѣмъ послѣднія.

Измѣненія центральныхъ клѣтокъ средней кишки, начинающіяся во время эмбріональнаго развитія продолжаютъ послѣ вылупленія зародыша изъ яйца. Комки питательнаго матеріала (прежнія клѣтки кишечно-железистаго зачатка) сливаются другъ съ другомъ, распадаются и образуютъ вмѣстѣ массу питательнаго желтка, наполняющую полость средней кишки. Въ этой массѣ (фиг. 171 Mg) нельзя уже различить слѣдовъ прежнихъ клѣтокъ. При этомъ периферическія клѣтки брюшной стѣнки средней кишки получаютъ болѣе рѣзкія очертанія и образуютъ непрерывный слой, соединяющійся назади съ спинной стѣнкой первичной пищеварительной полости. Клѣтки эти неодинаковой величины, вслѣдствіе того, что заключаютъ различное количество питательнаго желтка. Питательный желтокъ скопляется обыкновенно на внутреннихъ частяхъ клѣтокъ, обра-

щевныхъ къ полости средней кишки; периферическія части клѣтокъ обыкновенно имѣютъ питательный желтокъ въ гораздо меньшемъ количествѣ, состоятъ изъ мелкозернистой протоплазмы и заключаютъ ядра. Образчикомъ такого строенія клѣтокъ можетъ служить нарисованная на фиг. 171 часть брюшной стѣнки дефинитивной кишки (фиг. 171 Int), происходящая также изъ брюшной стѣнки первичной средней кишки. Препаратъ, нарисованный на указавшей фигурѣ поучителенъ еще въ томъ отношеніи, что представляетъ довольно наглядно разницу въ строеніи клѣтокъ, происшедшихъ изъ кишечно-железистаго зачатка и тѣхъ, которыя образовались изъ спинной стѣнки средней кишки и изъ задней кишки. Первые (фиг. 171 Int) представляютъ довольно значительную, по неодинаковую у всѣхъ величину и упомянутыя сейчасъ периферическую (протоплазмическую) и внутреннюю, наполненную желткомъ, части; вторыя (фиг. 171 R) являютъ въ формѣ ровнаго слоя цилиндрическихъ клѣтокъ, содержащихъ питательнаго желтка. Въ стадіи С (фиг. 169) обособленіе периферическихъ клѣтокъ кишечно-железистаго зачатка отъ желтка выражается еще рѣзче; вся брюшная стѣнка средней кишки (желудка) состоитъ изъ сплошнаго ровнаго слоя цилиндрическихъ эпителиальныхъ клѣтокъ, непрерывно соединяющагося съ такимъ же слоемъ, составляющимъ заднюю стѣнку этого отдѣла.

Изъ этого краткаго обзора гистологическихъ измѣненій средней кишки видно, что не только однѣ клѣтки спинной стѣнки первичной пищеварительной полости принимаютъ участіе въ образованіи эпителія кишки и играютъ роль образовательнаго матеріала, но и периферическія клѣтки брюшной ея стѣнки (кишечно-жабернаго зачатка). Роль питательнаго желтка играютъ только центральныя клѣтки кишечно-железистаго зачатка, которыя разрушаются и, не-

принимая участіа въ образованіи кишки, служатъ исключительно питательнымъ матеріаломъ. Этимъ вполне оправдывается названіе „энтодерма“, которымъ я обозначилъ выстигивавшую часть нижняго листа, составляющую кишечно-железистый зачатокъ, въ противоположность *Germes*, который называетъ соотвѣтствующую часть стѣнки первичной пищеварительной полости *Vombinator* питательнымъ желткомъ. Онъ утверждаетъ что образованіе брюшной стѣнки кишки у амфибій происходитъ черезъ разрастаніе спинной, которую одну онъ считаетъ за энтодерму.

Образованіе серозной и другихъ оболочекъ пищеварительнаго канала происходитъ у стерлядей, какъ и у другихъ позвоночныхъ на счетъ кишечно-волокнутого слоя боковыхъ пластинокъ (спланхноплевры) и не представляетъ никакихъ особенностей сравнительно съ другими позвоночными животными. Въ стадіи С спланхноплебра облекаетъ со всѣхъ сторонъ энтодермическіе зачатки пищеварительнаго канала. Она ложится ровнымъ слоемъ на эпителиальную стѣнку желудка (фиг. 169 M) и состоитъ изъ одного слоя кѣлокъ. Въ кишкѣ въ это время эпителиальный (энтодермическій) слой образуетъ уже складки (фиг. 169 D); спланхноплебра, одѣвающая кишку, какъ и желудокъ, утолщается вокругъ кишки и задается въ углубленія образуемыхъ складками эпителиальнаго слоя ея. Въ заднепроходной кишкѣ эпителиальный слой также образуетъ складки, но спланхноплебра, одѣвающая его, не утолщается соотвѣтственно этимъ складкамъ.

Разсмотрѣвъ образованіе стѣнокъ средней кишки, мы можемъ теперь перейти къ изслѣдованію развитія частей пищеварительнаго канала, берущихъ начало изъ первичной передней кишки. У вылупившейся стерляди средняя кишка непосредственно переходитъ въ заднюю: задняя (спинная)

стѣнка ея продолжается непрерывно въ соответствующую стѣнку задней кишки, также какъ и передняя и боковая стѣнки. Весьма скоро послѣ вылупленія начинаются изгибы въ задней стѣнкѣ средней кишки, ведущія къ раздѣленію послѣдней на двѣ части: кишку и желудокъ.

Желудокъ имѣетъ у молодыхъ стерлядей (до 3-хъ мѣсячнаго возраста) иную форму, чѣмъ у взрослыхъ. Онъ представляетъ расширенный мѣшокъ, помѣщающійся сзади кишечнаго канала и сообщающійся съ послѣднимъ посредствомъ отверстія, лежащаго въ передней его части. Онъ занимаетъ у трехнедѣльныхъ и трехмѣсячныхъ стерлядей примѣрно тоже положеніе, какъ плавательный пузырь у взрослыхъ. Мѣшкообразная форма желудка происходитъ вслѣдствіе своеобразнаго развитія его.

Образованіе желудка и средней кишки начинается довольно рано появленіемъ въ задней части кишечнаго канала, на границѣ первичной средней и задней кишекъ, складки, которая вдается внутрь средней кишки, растетъ вверхъ впереди и отдѣляетъ заднюю часть эмбриональной средней кишки въ видѣ слѣпаго мѣшка отъ передней, которая непосредственно соединяется съ эмбриональной задней кишкою. Въ образовавшуюся въ задней стѣнкѣ складку входитъ отростокъ отъ боковыхъ пластинокъ и прикрѣпляется къ верхушкѣ складки, образуя брызжейку. Образованіе складки происходитъ одновременно съ началомъ образованія брызжейки и дальнѣйшее развитіе кишки и желудка находится въ полнѣйшей зависимости отъ развитія брызжейки. Фиг. 171 представляетъ продольный разрѣзъ стерляди изъ стадіи В, когда складка уже развилась довольно значительно и происходитъ довольно явственное отдѣленіе желудка отъ зачатка кишекъ (фиг. 171 Mg и Jnt). Разрѣзъ прошелъ не совсѣмъ по оси рыбки, вслѣдствіе чего соеди-



неніе первичной передней кишки съ среднею не видно; передняя кишка оканчивается слѣпо. Первичная средняя кишка представляетъ мѣшокъ, наполненный желточной массой. Задняя стѣнка ея, состоящая изъ цилиндрическихъ эпителиальныхъ клѣтокъ углубляется въ формѣ складки, растущей внаискось впередъ и вверхъ и отдѣляющей часть первичной средней кишки въ формѣ слѣпаго мѣшка (фиг. 171 Mg). Этотъ слѣпой мѣшокъ составляетъ желудокъ, который мы можемъ назвать первичнымъ, въ отличіе отъ дефинитивнаго, отличающагося отъ перваго какъ формою такъ и отношеніемъ къ сосѣднимъ частямъ пищеварительной трубки. Передняя (брюшная) стѣнка желудка еще сливается съ питательнымъ желткомъ, наполняющимъ полость первичной средней кишки, поэтому клѣтки ея видны на разрѣзѣ не такъ явственно какъ клѣтки задней стѣнки. Прежняя полость первичной средней кишки исчезла, но въ передней части ея можно еще замѣтить остатки первичной пищеварительной полости въ мѣстѣ перехода задней стѣнки въ переднюю. На задней части средней кишки, какъ разъ противъ конца складки и брызжжейки, разгораживающихъ желудокъ и кишку, находится зачатокъ печени, представляющій въ этой стадіи развитія плотный слѣпой отростокъ средней кишки направленный впередъ, но не достигающій до задняго конца сердца (фиг. 171 Нр). Въ мѣстѣ прикрѣпленія печеночнаго зачатка къ средней кишкѣ можно ясно видѣть непосредственный переходъ стѣнокъ зачатка въ стѣнки кишки. Эта часть печеночнаго зачатка представляетъ капаль, составляющій зачатокъ выводящаго канала печени (ductus choledochus); стѣнки его состоятъ изъ цилиндрическаго эпителія (фиг. 171 Dhp). Мѣсто выхода печени изъ первичной средней кишки обозначаетъ собою переднюю границу дефинитивной средней кишки. Въ описываемой ста-

дин развитія средняя кишка представляет еще довольно короткую и широкую трубку, задняя граница которой может быть опредѣлена на основаніи разницы въ гистологическомъ строеніи средней кишки отъ задней. Передняя (брюшная) стѣнка средней кишки состоитъ изъ большихъ клѣтокъ, описанныхъ выше и заключающихъ много питательнаго желтка; клѣтки задней кишки меньше клѣтокъ средней кишки и не содержатъ питательнаго желтка. Это различіе въ гистологическомъ строеніи обоихъ упомянутыхъ отдѣловъ кишечнаго канала служитъ вмѣстѣ съ тѣмъ доказательствомъ, что дефинитивная средняя кишка (фиг. 171 Jnt) происходитъ изъ первичной средней кишки, а не изъ задней. На неотпренированныхъ, свѣжихъ или сохранныхъ въ спирту стерлядяхъ изъ этой стадіи развитія можно уже снаружи легко различить ходъ средней кишки, такъ какъ послѣдняя лежитъ тотчасъ же подъ наружными покровами брюха и просвѣчиваетъ черезъ нихъ. Благодаря тонкости покрововъ въ первыя три педѣли пост-эмбриональнаго развитія можно также очень легко наблюдать снаружи и дальнѣйшія измѣненія пищеварительнаго канала. Въ стадіи В дефинитивная средняя кишка (Jnt) доходитъ своимъ переднимъ концомъ примѣрно до верхней четверти первичной средней кишки (желточнаго пузыря); печень является въ видѣ широкой почти четырехъугольной пластинки съ закругленными краями и лежитъ на средней части желточнаго пузыря. Дальнѣйшія измѣненія средней кишки состоятъ въ томъ что она вырастаетъ впередъ, а вмѣстѣ съ нею подвигается впередъ также и печень, помещающаяся на переднемъ концѣ ея. Ростъ средней кишки можно очень удобно прослѣдить наблюдая различныя стадіи развитія зародыша снаружи. Трубнообразная средняя кишка становится все длиннѣе и длиннѣе; печень сначала достигаетъ задняго

конца сердца, являясь снаружи въ формѣ четырехъугольной пластинки, и затѣмъ, при дальнѣйшемъ ростѣ средней кишки, переходитъ съ брюшной стороны на спинную. Въ стадіи промежуточной между С и D (фиг. 91), на свѣжихъ зародышахъ видна снаружи только передняя часть печени, задняя часть заворачивается надъ кишкою и желудкомъ назадъ и ложится на спинной сторонѣ зародыша (фиг. 91 Нр).

Причины описанныхъ измѣненій кишки и процессъ развитія дефинитивной средней кишки и желудка могутъ быть прослѣжены на продольныхъ разрѣзахъ. Такъ какъ дальнѣйшее развитіе кишки составляетъ въ сущности продолженіе описанныхъ измѣненій ея во время стадіи В, то я не нахожу особенной необходимости прилагать рисунки продольныхъ разрѣзовъ. Процессъ развитія средней кишки можетъ быть достаточно понятенъ и безъ поясненія рисунковъ.

На продольныхъ разрѣзахъ изъ стадіи В—D можно убѣдиться, что ростъ средней кишки впередъ обуславливается выростаніемъ складки, отдѣляющей въ стадіи В желудокъ отъ средней кишки. Такъ какъ печень составляетъ отростокъ отъ передней части средней кишки, то понятно, что съ выростаніемъ послѣдней впередъ, печень будетъ также подвигаться впередъ и, когда кишка приближается къ сердцу, то печень подвигается на спинную сторону, вслѣдствіе того, что дальнѣйшее движеніе ея впередъ встрѣчаетъ препятствіе со стороны стѣнокъ перикардія. Складка средней кишки при дальнѣйшемъ своемъ ростѣ, направляется вверхъ и идетъ параллельно поверхности первичной средней кишки, отдѣляя при своемъ ростѣ все большую и большую часть брюшнаго отдѣла первичной полости средней кишки, въ видѣ широкой, сплюсненной трубки. Выѣстъ съ складкою

растетъ между обѣими пластинками ея также и пластинчатый отростокъ мезодерма, составляющій зачатокъ брюш-  
жейки.

По мѣрѣ вырастанія дефинитивной средней кишки на  
брюшной сторонѣ впередъ, задній отдѣлъ первичной средней  
кишки—желудокъ—отодвигается назадъ. Отверстіе, посред-  
ствомъ котораго происходитъ сообщеніе желудка съ сред-  
нею кишкою, при движеніи средней кишки также подви-  
гается впередъ и въ стадіи D лежитъ уже на передней ча-  
сти желудка. Желудокъ представляетъ слѣпой мѣшокъ, при-  
крытый сверху печенью и сообщающійся въ передней своей  
части посредствомъ сравнительно довольно маленькаго от-  
верстія съ полостью дефинитивной средней кишки. Къ кон-  
цу третьей недѣли питательный желтокъ, находящійся въ  
полости желудка потребляется и желудокъ является пу-  
стымъ. Въ стадіи C стѣнка желудка весьма сильно ум-  
ножается и начинаютъ образоваться железы. Появленіе железъ  
ограничивается сначала только переднею частью желудка и  
затѣмъ распространяется постепенно на остальные части  
его. Способъ развитія ихъ не представляетъ никакихъ вы-  
дающихся особенностей сравнительно съ этимъ процессомъ  
у другихъ позвоночныхъ; железы образуются черезъ углубленіе  
эпителиальнаго слоя желудка. Въ стадіи C эти углубленія  
малы, являются въ формѣ довольно плоскихъ ямокъ, расту-  
щихъ къ наружной поверхности желудка. Въ стадіи D же-  
лезы вполне развиты и являются въ формѣ длинныхъ и  
тонкихъ слѣпыхъ мѣшковъ (фиг. 179 Mgdr).

Въ продолженіи первыхъ трехъ недѣль развитія стер-  
ляди образованіе дефинитивной средней кишки оканчивается.  
Во время роста ея впередъ, слизистая оболочка ея образуетъ  
складки. Средняя кишка во все это время остается однако  
въ видѣ прямой трубки, проходящей по средней части брюха

Вырастание ея и образование изгибовъ происходитъ послѣ первыхъ трехъ недѣль развитія. У трехмѣсячныхъ стерлядей (фиг. 173 Jnt) кишка уже изогнута въ видѣ петли, состоящей изъ нисходящаго колѣна, направленного на лѣвую сторону и восходящаго, поднимающагося на право. Восходящее колѣно доходитъ до начала средней кишки и здѣсь переходитъ въ заднюю кишку (фиг. 173 B). Оба колѣна средней кишки имѣютъ одинаковую ширину.

3. *Задняя кишка*, какъ было уже упомянуто нѣсколько разъ, начинается развиваться очень рано, поэтому дальнѣйшія измѣненія ея въ продолженіе пост-эмбриональнаго развитія гораздо проще, чѣмъ измѣненія разсмотрѣнныхъ нами отдѣловъ пищеварительнаго канала. У вылупившейся личинки задняя кишка имѣетъ удлиненную воронкообразную форму, которую она и сохраняетъ въ продолженіе всего пост-эмбриональнаго развитія. Наиболѣе существеннымъ явленіемъ пост-эмбриональнаго развитія ея служитъ образование *спиральнаго клапана*. Зачатокъ его появляется довольно рано. Въ стадіи B уже эпителиальная стѣнка задней кишки образуетъ складки, которыя при самомъ началѣ своего образования имѣютъ спиральное направленіе (фиг. 171 Bc). На продолжномъ разрѣзѣ эти складки являются въ видѣ возвышеній и углубленій спинной и брюшной стѣнки задней кишки, чередующихся въ такомъ порядкѣ, что углубленія брюшной стѣнки приходятся противъ возвышеній спинной и наоборотъ. Черезъ брюшныя и спинныя складки продолжнаго разрѣза можетъ быть легко проведена спираль, выражающая собою направленіе спиральнаго клапана. Въ стадіи C (фиг. 172 Spk) спиральный клапанъ выраженъ еще рѣзче, чѣмъ въ предыдущей стадіи развитія. Соответственно ходу спирали клапана на поверхности задней кишки проходятъ жёны, которыя еще явственнѣе обрисовываютъ ходъ спирали.

Эти вены (*venae interspirales*; фиг. 173, Vins) были описаны въ главѣ о развитіи кровеносныхъ сосудовъ; онѣ остаются также и у взрослыхъ стерлядей. Внутренняя поверхность задней кишки въ стадіи С покрыта рѣсничками, которыя сидятъ на эпителиѣ, выстилающемъ полость задней кишки. Движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ направлено къ заднепроходному отверстию. Въ стадіи D спиральный клапанъ достигаетъ окончательнаго развитія.

Задняя кишка трехмѣсячныхъ стерлядей не представляетъ, кромѣ вырастанія, никакихъ существенныхъ измѣненій.

Окончивъ описаніе пищеварительнаго канала, мы переходимъ теперь къ развитію придаточныхъ органовъ, развивающихся изъ пищеварительнаго канала и находящихся впоследствии съ нимъ въ связи. Эти органы суть: плавательный пузырь, печень и поджелудочная железа. Развитие щитовидной железы (*glandula thyreodea*) я не могъ прослѣдить, такъ какъ въ продолженіи первыхъ трехъ недѣль развитія она еще не существуетъ, у трехмѣсячной стерляди щитовидная железа уже вполне развита и лежитъ возлѣ передней части *oesophagus* (фиг. 173 Thr). Она является въ формѣ овальнаго органа прилегающаго къ брюшной стѣнкѣ *oesophagus*. Также поздно развивается и другой железистый органъ, находящійся у пилорической части желудка,—органъ, который считаютъ гомологомъ *appendices pyloricae*. Я встрѣтилъ его въ первый разъ также только у трехмѣсячной стерляди, у которой онъ имѣетъ уже вполне развитую, дефинитивную форму (фиг. 173 App).

## 2. ПЛАВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫРЬ.

*Плавательный пузырь* появляется также очень поздно. У трехнедѣльныхъ стерлядей я не видѣлъ и слѣда его. У

трехмѣсячныхъ стерлядей онъ является еще въ зачаточномъ состояніи. Плавательный пузырь образуется какъ отростокъ отъ задней стѣнки желудка. У трехмѣсячной стерляди, у которой желудокъ еще является въ формѣ объемистаго мѣшка, плавательный пузырь (фиг. 173 Vp) является въ формѣ маленькаго слѣпаго отростка, сидящаго на задней стѣнкѣ желудка. Онъ отдѣляется еще отъ желудка только по краямъ неглубокимъ желобкомъ и полость его сообщается съ полостью желудка широкимъ отверстіемъ представляющимъ въ такомъ видѣ зачатокъ *ductus pneumaticus*. Имѣвши въ распоряженіи всего одинъ только экземпляръ трехмѣсячной стерляди, я не могъ изслѣдовать гистологическое строеніе зачатка плавательнаго пузыря. Невозможность изслѣдовать развитіе этого органа заставляетъ меня тѣмъ болѣе жалѣть о недостаткѣ въ матеріалѣ, что развитіе плавательнаго пузыря обѣщаетъ много очень интереснаго какъ въ морфологическомъ, такъ и въ физиологическомъ отношеніи. Развитіе плавательнаго пузыря идетъ одновременно съ постепеннымъ уменьшеніемъ желудка, изъ котораго онъ образуется, и превращеніемъ пузыреобразнаго желудка въ трубкообразную изогнутую форму. У стерлядей въ 12 См. длинны развитіе плавательнаго пузыря окончено и желудокъ принялъ уже дефинитивную форму. Къ сожалѣнію я не могъ достать стерлядей промежуточной величины отъ 7 См. до 12 и опредѣлить прямымъ наблюденіемъ отношенія развивающагося плавательнаго пузыря къ желудку. Сравненіе стерлядей 12 См. длиною съ трехмѣсячными (7 См) заставляетъ предполагать, что ростъ плавательнаго пузыря идетъ на счетъ желудка, образующаго его. Весьма вѣроятно что развитіе стѣнокъ плавательнаго пузыря и выростаніе его происходитъ вслѣдствіе превращенія части стѣнокъ желудка въ стѣнки пузыря. Съ гистологической точки зрѣнія разви-

тіе плавательнаго пузыря интересно уже въ томъ отноше-  
ніи, что въ дефинитивномъ состояніи плавательный пузырь  
осетровыхъ рыбъ представляетъ чрезвычайно оригинальное  
гистологическое строеніе. Извѣстно<sup>(1)</sup>, что слизистая обо-  
лочка плавательнаго пузыря состоитъ изъ иглообразныхъ  
тѣлецъ, которыя легко отдѣляются другъ отъ друга при счи-  
паніи оболочки, а на спиртовыхъ экземплярахъ, подъ влія-  
ніемъ спирта, сами отпадаютъ отъ стѣнки пузыря и напол-  
няютъ его полость. Если плавательный пузырь образуется  
какъ слѣпой отростокъ желудка,—что не подлежитъ ника-  
кому сомнѣнію, потому что и въ дефинитивномъ состояніи  
онъ представляетъ ничто иное какъ отростокъ желудка,—  
то надо полагать, что образованіе иглообразныхъ тѣлецъ  
слизистой оболочки его должно находиться въ извѣстныхъ  
отношеніяхъ къ слизистой оболочкѣ желудка и къ железѣ  
его. Уже въ стадіи D вся поверхность желудка устлана  
железами; слѣдовательно и во время отдѣленія плаватель-  
наго пузыря отъ желудка, отдѣляющаяся часть его должна  
также имѣть эти железы. Такъ какъ въ плавательномъ пу-  
зырѣ мы вмѣсто железъ находимъ иглообразныя тѣла, то  
весьма вѣроятно, что послѣднія находятся въ какомъ ни-  
будь генетическомъ отношеніи къ первымъ т. е. другими  
словами, что иглообразныя тѣла происходятъ какъ видоиз-  
мѣненія железъ желудка.

### 3. П Е Ч Е Н Ъ.

Первыхъ стадій развитія печени я не наблюдалъ. От-  
ношенія зачатка печени къ пищеварительному каналу въ

---

<sup>(1)</sup> *Leydig*. Anatomisch-hystiologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien стр. 29.



болѣ позднихъ стадіяхъ развитія до такой степени ясны, что способъ образованія этого органа совершенно понятенъ и безъ изслѣдованія первыхъ стадій развитія. Печень представляетъ какъ было уже замѣчено выше, отростокъ передней части дефинитивной средней кишки. Въ стадіи В зачатокъ печени уже довольно значительно развитъ (фиг. 171 Нр). Печень представляетъ плотное лопастное тѣло состоящее изъ клѣтокъ, сначала совершенно похожихъ на клѣтки первичной средней кишки. Впослѣдствіи это сходство исчезаетъ. При самомъ началѣ образованія печени, зачатокъ ея захватываетъ желточныя вены, которыя даютъ отъ себя боковыя вѣтви, проходящія внутрь плотной массы зачатка. Въ стадіи В желточныя вены сливаются на брюшной сторонѣ печени въ большой сосудъ, проходящій по наружной поверхности печени и срастается съ нею. На продольныхъ разрѣзахъ, проходящихъ по срединѣ печени, можно легко прослѣдить сосудъ по всей длинѣ и видѣть отношеніе его къ паренхимѣ печени. На разрѣзахъ, проведенныхъ въскольکو въ сторону отъ продольной оси печени (фиг. 171), захватывается верхняя часть венознаго сосуда, лежащая на переднемъ концѣ печени, какъ это видно на прилагаемой фиг. 171. Венозный сосудъ, о которомъ идетъ рѣчь, составляетъ воротную вену (*v. portae*).

Наружныя измѣненія печени и движеніе ея впередъ въ различныхъ стадіяхъ развитія были уже описаны выше; вамъ остается теперь разсмотрѣть развитіе ткани печени.

Въ стадіи В ткань печени состоитъ еще изъ клѣтокъ похожихъ на клѣтки средней кишки. Въ нихъ содержится еще большое количество питательнаго желтка, который, наполняя всю протоплазму клѣтки, прикрываетъ ядро. Въ паренхимную клѣтчатую массу врастаютъ вѣтви воротной вены, которыя раздѣляютъ массу печени на группы клѣ-

токъ, окруженныхъ сосудами и находящихъ другъ съ другомъ въ соединеніи. Судя по дальнѣйшему развитію печени, надо полагать, что питательный матеріалъ накопленный въ клѣткахъ печени, весьма скоро потребляется. Въ стадіи С въ клѣткахъ печени не встрѣчается уже питательнаго желтка въ такомъ видѣ, въ какомъ онъ встрѣчается раньше т. е. въ формѣ раздробленныхъ желточныхъ зернышекъ. Клѣтки имѣютъ сферическую форму (фиг. 131 Нр) и при изслѣдованіи съ 7-й сист. Гартн. состоятъ изъ мелкозернистой протоплазмы съ ядромъ, отодвинутой къ периферіи клѣтки и жидкаго, прозрачнаго, неокрашивающагося гематоксилиномъ вещества, имѣющаго видъ большой вакуоли. Клѣтки соединяются другъ съ другомъ большими группами, раздѣленными по прежнему вѣтвями воротной вены. Я не могъ прослѣдить постепеннаго образованія вакуоли въ клѣткахъ печени въ описываемой стадіи развитія и не пришелъ ни къ какимъ положительнымъ выводамъ какъ на счетъ ихъ происхожденія, такъ и на счетъ роли прозрачнаго вещества изъ котораго онѣ состоятъ, въ дѣятельности печени. Судя по тому, что 1) это вещество существуетъ только въ продолженіи стадіи С и С—D и 2) что оно находится въ клѣткахъ, которыя прежде наполнены были питательнымъ желткомъ, я считаю возможность предположить что прозрачныя вакуоли происходятъ черезъ раствореніе питательнаго желтка и въ такомъ, удобномъ для ассимилированія видѣ, служатъ питательнымъ матеріаломъ для развивающейся печени. Въ стадіи D печеночныя клѣтки не имѣютъ уже вакуоли. Онѣ принимаютъ многоугольную форму, соединяются тѣсно другъ съ другомъ и образуютъ группы между которыми располагаются кровеносныя сосуды. Протоплазма клѣтокъ мелкозерниста; ядра представляютъ прозрачныя шаровидныя пузырьки съ тонкимъ контуромъ, снабжены малень-

кими ядрышками, лежащими въ центрѣ ихъ. Въ стадіи D въ печеночныхъ клѣткахъ скопляется довольно значительное количество пигмента, въ видѣ мелкихъ буровато-черныхъ зернышекъ, лежащихъ группами. Пигментъ является еще гораздо раньше въ печени, но въ меньшемъ количествѣ, чѣмъ въ стадіи D.

Съуженная, сообщающаяся съ кишкою, задняя часть зачатка печени составляетъ зачатокъ выводящаго притока печени—*ductus choledochus*. Онъ обособляется очень рано. Еще въ стадіи B онъ отличается по своему строенію отъ остальной части зачатка, такъ какъ представляетъ каналъ съ ясно обособленными стѣнками, состоящими изъ кубическихъ клѣтокъ съ ядрами. На продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 171 Dhp) можно прослѣдить непрерывный переходъ стѣнокъ печеночнаго протока въ стѣнки пищеварительнаго канала. Питательный желтокъ, скопляющійся въ клѣткахъ печеночнаго протока также какъ и въ клѣткахъ печени, исчезаетъ раньше чѣмъ въ послѣдней. Въ стадіи C и C—D печеночный протокъ состоитъ изъ плоскихъ клѣтокъ, съ мелкозернистой протоплазмой и ядрами; вакуоль въ этихъ клѣткахъ не существуетъ.

#### 4. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА.

Поджелудочная железа образуется вѣроятно одновременно съ печенью, въ довольно ранней стадіи пост-эмбриональнаго развитія, такъ какъ въ стадіи B, когда печень является въ формѣ довольно длиннаго и широкаго отростка на брюшной поверхности пищеварительнаго канала, поджелудочная железа существуетъ также въ видѣ довольно длиннаго отростка на спинной части пищеварительнаго канала. Обѣ эти железы образуются другъ противъ друга, но на

противоположныхъ сторонахъ и способъ образованія обѣихъ железъ, какъ кажется, совершенно одинаковъ. Я не видѣлъ перваго зачатка печени и потому не могу утверждать, что она образуется какъ полный выростъ брюшной стѣнки пищеварительнаго канала. Въ пользу полаго, а не плотнаго зачатка говоритъ ясно развитая полость въ задней части зачатка печени въ стадіи В, т. е. въ той части, которая представляетъ зачатокъ ductus choledochus. По аналогіи съ другими позвоночными животными: эласмобранхіями (Бальфуръ) и амфибіями (Гетте), à priori слѣдуетъ предположить образованіе печени въ видѣ полаго зачатка. Въ печени полость по всей вѣроятности скоро исчезаетъ вслѣдствіе развитія паренхимы; въ поджелудочной железѣ она остается еще въ стадіи В и только впослѣдствіи выполняется клѣтками.

Поджелудочная железа образуется какъ отростокъ отъ задней стѣнки средней кишки надъ складкой, отдѣляющей заднюю стѣнку желудка отъ стѣнки кишки. Какъ было сказано выше, образованіе этой складки идетъ одновременно съ образованіемъ отростка отъ боковыхъ пластинокъ, составляющаго зачатокъ брыжжейки. Зачатокъ поджелудочной железы врастаетъ въ зачатокъ брыжжейки и окутывается клѣтками послѣдней, которыя составляютъ наружный покровъ железы. Фиг. 178 представляетъ часть продольнаго разрѣза стерляди изъ стадіи В въ томъ мѣстѣ гдѣ образуется поджелудочная железа. Верхняя часть рисунка представляетъ заднюю стѣнку желудка (фиг. 178 Mg и Ngd) въ томъ мѣстѣ гдѣ она образуетъ складку и переходитъ въ заднюю стѣнку средней кишки (Rwr). Соотвѣственно этой складкѣ идетъ отростокъ отъ боковыхъ пластинокъ (Mst)—зачатокъ брыжжейки окутывающій зачатокъ поджелудочной железы со всѣхъ сторонъ. Ткань этого за-

чатка состоитъ изъ большого количества межклеточнаго вещества и сплюснутыхъ веретенообразныхъ клетокъ. Зачатокъ поджелудочной железы представляетъ изогнутую трубку, вслѣдствіе чего онъ перерѣзанъ въ двухъ мѣстахъ (фиг. 178 Pcr). Передняя часть его непосредственно соединяется съ пищеварительнымъ каналомъ; задняя часть лежитъ нѣсколько дальше взади и представляетъ отрѣзокъ овальной формы, съ полостью внутри. Въ передней части полость также видна очень ясно и видно соединеніе ея съ полостью кишки. Строеніе зачатка поджелудочной железы въ обоихъ перерѣзанныхъ частяхъ одинаково. Стѣнка его состоитъ изъ цилиндрическихъ клетокъ и составляетъ непосредственное продолженіе стѣнки кишки. Клетки ея въ этой стадіи развитія ничѣмъ не отличаются отъ эпителиальныхъ клетокъ кишки. Онѣ набиты питательнымъ желткомъ, являющимся въ формѣ раздробленныхъ желточныхъ зернышекъ и снабжены ядрами.

Описанная стадія развитія поджелудочной железы, хотя и не представляетъ очень ранней стадіи развитія этого органа, тѣмъ не менѣе позволяетъ съ большою достовѣрностью заключить что поджелудочная железа образуется какъ полый отростокъ отъ задней стѣнки пищеварительнаго канала. Доказательства такого происхожденія до такой степени очевидны, что я не нахожу нужнымъ перечислять ихъ еще разъ. Ростъ поджелудочной железы совершается въ направленіи противоположномъ росту печени. Печень образуется въ томъ же мѣстѣ какъ и поджелудочная железа и растетъ впередъ; поджелудочная железа растетъ назадъ. Когда печень достигаетъ передняго конца пищеварительнаго канала и ложится сверху желудка, поджелудочная железа, вырастая назадъ достигаетъ задней кишки. Въ стадіи D она сопро-

вождаетъ среднюю кишку на всемъ ея ходу и оканчивается на границѣ ея съ задней кишкой.

Въ это время (фиг. 179 Pcr) поджелудочная железа теряетъ свою полость и является въ видѣ плотнаго железястаго органа, открывающагося въ переднюю часть средней кишки. Она по прежнему нѣсколько изогнута, такъ что и на этомъ разрѣзѣ (фиг. 179) перерѣзана. Кѣтки ея въ промежуткахъ между стадіями В и D значительно измѣняются; онѣ теряютъ питательный желтокъ и становятся мелкозернистыми.

## Г Л А В А XV.

### РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ МОЧЕОТДѢЛЕНІЯ.

Органы мочеотдѣленія появляются, какъ мы видѣли (ч. I стр. 194—196) очень рано въ видѣ двухъ плотныхъ стволовъ, лежащихъ съ одной стороны на границѣ между пластинками первичныхъ сегментовъ и боковыми, съ другой между мезодермомъ и экзодермомъ. Вскорѣ въ этихъ стволахъ образуются полости; стволы переходятъ въ каналы, которые я обозначилъ подъ именемъ Вольфовыхъ каналовъ. Они будутъ соответствовать тѣмъ первымъ зачаткамъ органовъ мочеотдѣленія позвоночныхъ, которые въ настоящее время обозначаются подъ именемъ предпочечныхъ каналовъ (Vornierengänge W. Müller<sup>(1)</sup>, Fürbringer<sup>(2)</sup> и др.). На передней части тѣла Вольфовы каналы образуютъ пет-

---

(<sup>1</sup>) Jenaische Zeitschrift. Bd. IX.

(<sup>2</sup>) Morphol. Jahrbuch. Bd. IV.

лю, которая впоследствии удлиняется и извивается въ вѣсколько петель, образующихъ вмѣстѣ железистый органъ, соотвѣтствующій вполне такъ называемой головной почкѣ, или какъ ее называютъ теперь предпочкою (Vorniere W. Müller). Въ такой формѣ органы мочеотдѣленія существуютъ у вылупившейся личинки и представляютъ полнѣйшую аналогію съ первыми стадіями развитія почекъ другихъ анималій (амфибіи и другихъ порядковъ рыбъ). Предпочка, какъ мы видѣли въ 1-й части, открывается въ перитонеальную полость отверстіемъ, а предпочечные каналы растутъ назадъ и соединяются съ ради русконіева отверстія (впоследствии сзади заднепроходной кишки) вмѣстѣ. До вылупленія зародыша изъ яйца я не могъ различить наружнаго отверстія этихъ каналовъ (мочеполоваго отверстія). Оно становится яснымъ только послѣ вылупленія.

Во время печатанія 1-й части этого сочиненія появилось новое изслѣдованіе *М. Фюрбрингера* <sup>(1)</sup> о развитіи и морфологій органовъ мочеотдѣленія, гдѣ между прочимъ помѣщены также и эмбриологическія изслѣдованія, касающіяся развитія почекъ стерляди. *Фюрбрингеръ* изслѣдовалъ двухъ стерлядей въ 10 Мм и 13 Мм длины, т. е. такихъ, у которыхъ, какъ мы увидимъ дальше кромѣ указанныхъ сейчасъ зачатковъ почки (первичнопочечныхъ каналовъ), должны находиться уже и другіе. Меня очень удивляетъ, что у младшей изъ этихъ рыбокъ *Фюрбрингеръ* нашелъ только предпочку и предпочечные каналы. Онъ говоритъ <sup>(2)</sup>: У маленькаго экземпляра въ 10 Мм.

---

<sup>(1)</sup> *M. Fürbringer*. Zur vergl. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten (Morph. Jahrbuch Bd. IV).

<sup>(2)</sup> loc. cit. стр. 59. «Bei dem kleineren Exemplare von 10 Mm. bestand das Excretionssystem lediglich erstens aus einem vordersten Knäuel von Canalen, der, in gleicher Weise wie die Vorniere der Teleostier, mit einer Peritonealöffnung einem medial befindlichen Glomerulus gegenüber lag

длины экскреторная система состояла 1) из передняго клубка каналовъ, который, подобно тому какъ предпочка костистыхъ рыбъ, былъ обращенъ своимъ перитонеальнымъ отверстіемъ противъ *glomerulus* и образуя вмѣстѣ съ нимъ первичную Баумановскую капсулу отдѣлялся послѣднею отъ перитонеальной полости, 2) изъ канала, отходящаго отъ клубка и открывающагося въ *клоаку* (?); оба эти образованія представляютъ *предпочку* и предпочечный каналъ. У большаго зародыша, кромѣ этихъ двухъ частей, находились еще довольно развитые зачатки *первичнопочечныхъ канальцевъ*, начинающіеся на небольшомъ разстояніи отъ предпочки и расположенные въ метамерномъ порядкѣ; въ канальцахъ были уже развиты мальпигіевы тѣльца, а самые канальцы были связаны съ предпочнымъ или *первичнопочечнымъ каналомъ*. На основаніи этихъ наблюденій *Фюрбрингеръ* приходитъ къ заключенію что первичная почка образуется позднѣе предпочки но слѣдуетъ за нею сравнительно скорѣе, чѣмъ у костистыхъ рыбъ. Это заключеніе, въ сущности правильное, насколько оно касается послѣдовательности въ развитіи предпочки и первичнопочечныхъ канальцевъ, не можетъ быть однако выведено изъ наблюденія надъ стерлядьми такого возраста, какія были изслѣдованы *Фюрбрингеромъ*; такой выводъ можетъ быть скорѣе сдѣланъ по аналогіи съ другими животными и конечно всегда можетъ имѣть надежду на большую долю правдоподобія. Разница между стерлядью въ 10 Мм и въ 13 Мм относительно развитія мочевыхъ органовъ вовсе не такъ

---

und gemeinsam mit diesem durch Ausbildung einer primitiven Bowman'schen Kapsel von der übrigen Bauchhöhle abgeschlossen war, und zweitens einem von diesem Knäuel ausgehenden und in die Kloake mündenden Gange:— beide Bildungen repräsentiren *Vorniere* und Vornierengang.



велика, какъ ее описываетъ Фюрбрингеръ. У стерлядей обѣихъ величинъ существуютъ уже какъ предпочка съ первичнопочечными каналами, такъ и первичнопочечные каналы, для которыхъ мы лучше примемъ названіе Бальфура „сегментные каналы“, чтобы не смѣшивать ихъ съ первичнопочечнымъ (Вольфовымъ) каналомъ. Меня тѣмъ болѣе удивляетъ такая ошибка со стороны Фюрбрингера что въ обѣихъ указанныхъ стадіяхъ развитія трудно не замѣтить сегментныхъ каналовъ. Они на столько уже велики, что на разрѣзахъ, даже при небольшомъ увеличеніи и при известной окраскѣ, видны совершенно явственно, какъ въ этомъ можно убѣдиться на фиг. 169 и 170, которыя представляютъ разрѣзы изъ рыбокъ, имѣющихъ приблизительно около 10 Мм. въ длину. Въ это время сегментные каналы уже извиваются на столько что на разрѣзахъ ихъ нельзя видѣть на всемъ протяженіи, а можно наблюдать только поперечные разрѣзы ихъ извивовъ. Я оставляю покуда въ сторонѣ различныя подробности, сообщаемыя *Фюрбрингеромъ* относительно развитія придаточныхъ органовъ (мальпигіевыхъ тѣлъ и glomerulus предпочки и укажу только здѣсь на другую непонятную для меня ошибку въ его описаніи. Онъ говоритъ, что предпочечные каналы отерываются въ клоаку. У стерлядей, какъ и у всѣхъ ганондъ клоаки не существуетъ и мочеполовое отверстіе является отдѣльнымъ отъ заднепроходнаго отверстія, что составляетъ одинъ изъ важныхъ признаковъ порядка ганондъ, отличающихъ этихъ рыбъ отъ селакій. Отсюда конечно слѣдуетъ, что о впаденіи первичнопочечныхъ (предпочечныхъ) или Вольфовыхъ каналовъ въ клоаку не можетъ быть и рѣчи.

Развитіе почекъ совершается почти исключительно во время пост-эмбриональнаго періода и начинается *образованіемъ сегментныхъ органовъ*. Уже у довольно молодыхъ стер-

лядокъ можно наблюдать раннія стадіи развитія этихъ зачатковъ будущихъ почекъ, зачатковъ, являющихся у стерляди, какъ и у всѣхъ изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи позвоночныхъ, въ видѣ метамерныхъ образований. Сегментные органы появляются въ стадіи промежуточной между А и В и, какъ кажется всѣ заразъ по всей длинѣ стерляди. На поперечныхъ разрѣзахъ зародышей въ упомянутой стадіи развитія (фиг. 174) сегментные органы не имѣютъ еще никакого отношенія къ Вольфовымъ или первичнопочечнымъ каналамъ. Они представляютъ полые мѣшки открывающіеся отверстіемъ въ перитонеальную полость. Это отверстіе впоследствии превращается въ перитонеальное отверстіе (стигму) сегментнаго органа. Черезъ него сегментный органъ открывается въ полость тѣла, а стѣнки сегментнаго органа, на краю упомянутаго отверстія переходятъ въ обѣ пластинки, ограничивающія полость тѣла. Изъ этого отношенія сегментныхъ органовъ къ перитонеальной полости очевидно, что сегментные органы образуются какъ завороты обѣихъ боковыхъ пластинокъ (спланхноплевры и соматоплевры), окружающихъ плевроперитонеальную полость, по направлению къ периферіи. Въ описываемой стадіи развитія, самой ранней, какую я имѣлъ случай наблюдать, зачатки сегментныхъ органовъ имѣютъ внутри полость, сообщающуюся непрерывно съ полостью тѣла. Образуется ли эта полость въ началѣ образованія самыхъ органовъ, или появляется она впоследствии, какъ у селакій, этого я рѣшить не могъ, такъ какъ мнѣ не пришлось наблюдать зародышей въ моментъ образованія сегментныхъ органовъ. Я долженъ замѣтить, что непридаю этому особенно важнаго значенія, такъ какъ уже въ раннихъ стадіяхъ развитія, какъ это видно на фиг. 174, сегментные органы являются полыми образованиями, а связь ихъ въ это время съ перитонеальными пластинками

достаточно ясно свидѣтельствуешь о происхожденіи ихъ изъ этихъ пластинокъ.

Сообщеніе сегментныхъ органовъ съ сегментнымъ каналомъ (Вольфовымъ каналомъ) устанавливается довольно скоро послѣ описанной сейчасъ стадіи развитія. Въ стадіи В уже всѣ сегментные органы открываются въ Вольфовы каналы. Они представляютъ эпителиальныя трубки изогнутыя въ два колѣна (фиг. 168 Sgo). Около перитонеального отверстія эпителий ихъ стѣнокъ сплющивается и постепенно переходитъ въ эпителий перитонеальной оболочки; возлѣ отверстія въ Вольфовъ каналъ эпителий состоитъ изъ довольно высокихъ кубическихъ кѣлокъ. Полость сегментныхъ органовъ расширяется въ верхнемъ колѣнѣ, а при входѣ въ Вольфовъ каналъ представляетъ едва замѣтную ширину.

Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія сегментные органы весьма сильно вырастаютъ. Они изгибаются въ различныхъ направленіяхъ, и на поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 169 и 170 N) нельзя уже получить разрѣза черезъ весь сегментный органъ. Относительно дальнѣйшихъ измѣненій сегментныхъ органовъ я еще не пришелъ къ положительнымъ результатамъ и поэтому оставляю описаніе ихъ до другаго удобнаго случая.

Каналъ, описанный въ раннихъ стадіяхъ развитія подъ именемъ Вольфова канала, составляетъ по всей вѣроятности зачатокъ вмѣстѣ съ тѣмъ и Мюллерова канала. На этомъ основаніи его можно было бы назвать, по примѣру *Вилл. Мюллера* предпочтительнымъ каналомъ. Я назвалъ его въ первой части Вольфовымъ каналомъ и оставляю это названіе и теперь, чтобы не предпрѣшать этимъ способа развитія Мюллерова канала, который остался мнѣ неизвѣстнымъ.

Петля Вольфова канала, открывающаяся въ полость тѣла, также какъ и сегментные органы, перитонеальнымъ

отверстіемъ, во время пост-эмбриональнаго развитія увеличивается и образуетъ новые изгибы. Она соотвѣтствуетъ предпочкѣ (В. Мюллера) или головной почкѣ, найденной въ настоящее время при развитіи мочевыхъ органовъ у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. По Фюрбрингеру у стерлядей, также какъ и у амфибій, противъ перитонеальнаго отверстія предпочки находится отростокъ отъ корня брызжейки, составляющій *glomerulus* предпочки. На поперечныхъ разрѣзахъ изъ передней части стерляди въ стадіи В, я видѣлъ *glomerulus* предпочки въ видѣ довольно значительнаго отростка отъ *radix mesenterii*, одѣтый снаружи перитонеальной оболочкой. Въ перитонеальной оболочкѣ начинаютъ появляться пигментныя клѣтки, которыя можно встрѣтить также и на поверхности *glomerulus* предпочки въ большомъ количествѣ.

Къ сожалѣнію, я не могъ прослѣдить дальнѣйшее развитіе почекъ и образованіе нѣкоторыхъ частей *дефинитивной* почки осталось мною неизслѣдованнымъ. Я обратилъ преимущественно вниманіе на первыя стадіи развитія какъ на наиболѣе существенныя съ морфологической точки зрѣнія. Изложенные здѣсь факты, относящіеся къ первымъ стадіямъ развитія показываютъ, что и у стерляди развитіе почекъ идетъ по тому типу, который установленъ для остальныхъ позвоночныхъ преимущественно благодаря изслѣдователямъ: *Бальфура, Семпера, Шпенгеля, Фюрбрингера* и др. наблюдателей послѣдняго времени. Изъ изложенныхъ фактовъ можно заключить что у стерлядей: 1) органы мочеотдѣленія являются сначала въ видѣ Вольфовыхъ каналовъ; что 2) послѣ образованія Вольфовыхъ каналовъ, начинается образованіе сегментныхъ органовъ; что 3) сегментные органы образуются какъ слѣпые трубчатые выросты боковыхъ пластинокъ, загибающіеся кнаружи и въпослѣдствіи открывающіеся

въ Вольфовы каналы; что въ каждой метамерѣ туловища находится по одной парѣ сегментныхъ органовъ; нѣсколько заднихъ метамеръ, какъ кажется, не имѣютъ сегментныхъ органовъ; и что 5) сегментные органы стерляди, какъ и другихъ позвоночныхъ животныхъ, открываются въ полость тѣла перитонеальными отверстиями.

*Органы размноженія* образуются у стерлядей чрезвычайно поздно. Въ первыя три недѣли пост-эмбриональнаго развитія ихъ нѣтъ и слѣда. У трехмѣсячныхъ стерлядей впервые я замѣтилъ только первые зачатки этихъ органовъ. Они являются въ видѣ двухъ дугообразныхъ генитальныхъ складокъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ почек и сближенныхъ на переднемъ и на заднемъ концѣ. Зачатки органовъ размноженія образуются какъ утолщенія перитонеальнаго эпителія; соотвѣтственно ихъ ходу, соединительная ткань также утолщается подъ ними и приподнимаетъ ихъ въ видѣ складокъ. Зачатковый эпителий представляетъ въ этой стадіи развитія совершенно индифферентныя клѣтки, въ которыхъ не существуетъ еще зачатковъ ни мужескихъ, ни женскихъ половыхъ продуктовъ.

**Примѣчаніе.** Въ VI главѣ. Зубы молодыхъ стерлядей были впервые открыты Э. Д. Пельцамомъ <sup>(1)</sup>, о чемъ по недосмотру не было сказано въ своемъ мѣстѣ.

---

<sup>(1)</sup> Протоколы засѣданій Общ. Естествоиспытателей при Казанскомъ Университетѣ за 1870—71 г.



## ОБЪЯСНЕНИЕ РИСУНКОВЪ.

Фиг. 86. Вылупившіяся изъ яйца зародышъ стерляди (стадія А). *Olf*—обонятельная ямка; *Jn*—надчелюстные бугры; *Ma*—верхнечелюстной отростокъ 1-й жаберной дуги; *Ma*—нижнечелюстной отростокъ 1-й жаберной дуги; *Gb*—органъ слуха; 1, 2, 3—2-я, 3-я и 4-я жаберныя дуги; *Hx*—сердце; *Dc*—ductus Cuvieri; *V. g*—желточныя вены; *Vab*—брюшная вена; *an*—анус; *V. card*—Vena cardinalis; *V. caud*—Vena caudalis; *Vbg*—соединеніе кардинальныхъ венъ съ аортою; *An*—anus; *Vint*—Venae intervertebrales;  *Ao*—аорта; *Aiot*—arteriae intervertebrales; *Gfl*—общій эмбриональный плавникъ; *Db*—желточный пузырь; *R*—rectum. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 87. Передняя часть головы стерляди черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія (стадія А—В) 1', 2', 3', 4'—1-я, 2-я, 3-я, 4-я жаберныя щели; *Os*—глазъ. Остальныя буквы какъ на фиг. 86. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 88. Нѣсколько болѣе поздняя стадія развитія, чѣмъ на предыдущей фигурѣ (стадія В). *Cb*—corpora bigemina; *O*—ротъ; *Mob*—molla oblongata; *Op*—operculum. Спиртовой экземпляръ.

Фиг. 89. Передняя часть головы стерляди во время образованія усиковъ и жаберъ (стадія В—С). *Br*—жабры; *Cir*—усики. Остальныя буквы какъ на предыдущихъ фигурахъ. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 90. Немного болѣе поздняя стадія развитія стерляди, чѣмъ на предыдущей фигурѣ (стадія С). Буквы значатъ тоже, что и на предыдущей фигурѣ. Съ спиртоваго экземпляра.

Фиг. 91. Трехнебѣльная стерлядь во время образованія отдѣльных плавниковъ (стадія D). *Hymd*—Hyomandibulare; *Hg*—Hyoideum; 1, 2, 3 — 1-я, 2-я и 3-я хрящевыя жаберныя дуги; *Orf*—оперкулярная брюшная складка; *Ch*—Chorda dorsalis; *Vh*—предсердіе; *V*—желудочекъ сердца; *Bb*—Bulbus arteriosus; *Hr*—печень; *Mg*—желудокъ; *Int*—кишка; *Oet*—жирныя капли—остатки неперевареннаго желтка; *Lsp*—спиральные утолщенія слизистой оболочки кишки; *Rf*—спинной плавникъ; *Anf*—анальный плавникъ. Остальныя буквы какъ на предыдущихъ фигурахъ. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 92, 93 и 94. Заднія части тѣла стерляди въ различныхъ возрастахъ. Фиг. 92—вскорѣ послѣ вылупленія; Фиг. 93—во время дифференцированія общаго эмбриональнаго плавника на отдѣльные плавники (трехнебѣльная стерлядь); Фиг. 94—во время окончательнаго образованія хвостоваго и апального плавниковъ. *Gf*—общій плавникъ; *Ch*—Chorda dorsalis; *an*—anus; *Cf*—хвостовой плавникъ; *Df*—спинной плавникъ; *Af*—анальный плавникъ.

Фиг. 95. Голова трехнебѣльной стерляди съ брюшной стороны, для показанія распредѣленія зубовъ на челюстяхъ. *D*—зубы; *Tk*—усики; *An*—глаза; *O*—ротъ; *Op*—operculum; *Br*—жабры. Спиртовый экземпляръ.

Фиг. 96. Поперечный разрѣзъ черезъ боковой щитокъ трехмѣсячной стерляди. *Schz*—слизистыя клѣтки; *Msch*—нижній слой эпидермиса, состоящій изъ цилиндрическихъ клѣтокъ; *Sch*—окостѣвшая часть щитка; *Ox*—часть соединительной ткани, находящаяся въ періодѣ окостѣнія; *Pcr*—сосочекъ кожи, служащій основаніемъ для щитка; *Cr*—волокистый слой кожи. *Sm*—боковой каналъ; *N*—нервъ, подходящій къ боковому каналу. Сист. 4 Гартн.

Фиг. 97. Поперечный разрѣзъ черезъ кожный шипикъ трехмѣсячной стерляди. *Cr*—волокистый слой кожи; *Pcr*—кожный сосочекъ; *Schk*—эпителиальный чехликъ (соотвѣтствующій эмалевому орга-



ну сезахій); *Schx*—слизистыя клітки; *Msch*—нижній слой шклерини; *Px*—пигментныя клітки. Смет. 4 Гартн.

Фиг. 98, 99 и 100. Различныя стадіи развитія зубовъ. Смет. 7 Гартн.

Фиг. 98. Продольный разръзъ черезъ нижнюю челюсть въ періодъ ея хондрификаціи. *Ex*—верхній, *Ex'*—нижній слой шклерини... *Bco*—зачатокъ кубкообразнаго органа, *Zh*—зубной чехликъ (эмаллиный органъ); *Dx*—зубной сосочекъ (зачатокъ дентина); *Mx*—челющевая хрящъ.

Фиг. 99. Продольный разръзъ черезъ зубъ въ болѣе поздней стадіи развитія, чѣмъ на предыдущей фигурѣ. *D*—дентинъ. Остальныя буквы какъ на предыдущей фигурѣ.

Фиг. 100. Поперечный разръзъ черезъ нижнюю челюсть въ зубами на двухъ различныхъ стадіяхъ.—Буквы какъ на предыдущей фигурѣ. Фиг. 100 *A*—зубъ трехнедельной стерляди послѣ обработки крѣпкой соляной кислотой. *Sch*—градианъ эмали(?); *D*—дентинъ; *Dk*—зачатокъ дентина.

Фиг. 101. Часть брюшнаго плавника трехнедельной стерляди. *Bsch*—брюшной щитокъ; *Fsch*—щитки плавника. Фиг. 101 *A*.—Поперечный разръзъ черезъ брюшной плавникъ по направлению линіи *Ab* фиг. 101. *Sp*—хрящевая ось плавника.

Фиг. 102. Поперечный разръзъ черезъ спинной мозгъ и окружающіе его части стерляди въ первой недѣлѣ постэмбриональнаго развитія; *Ck*—центральный каналъ; *S. g*—строгое вещество; *S. a*—флоридное вещество (neurosporigium); *Scsch*—скелетородный слой; *G. sp*—зачатокъ спинномозгового ганглія; *Ch*—хорда. Смет. 7 Гартн.

Фиг. 103, 104 и 105. Поперечные разръзы черезъ спинной мозгъ двухнедельной (ф. 103), трехнедельной (ф. 104) и трехмѣсячной стерляди (ф. 105). *Ck*, *Sg*, *Sa*, *Gsp*, *Ch*—какъ на предыдущей фигурѣ. *Pa*—передній, *Pp*—задній столбъ строгаго вещества; *Bgx*—соединительно-тканная клітка въ neuroglia; *Ra*—передній корешокъ спинномозгового нерва; *Tr*—перекладина въ neurosporigium; \* соединительно-тканная клітка pia mater; *Ob*—зачатокъ верхнихъ дугъ позвонковъ; *Cra*—передній рогъ строгаго вещества; *Px*—гангліозныя клітки на периферіи бѣ-

лаго вещества мозга; *Ekc*—эпителий центрального канала. *Ggz*—ганглиязные клетки стѣраго вещества; *Fa*—передняя щель спинного мозга; *Np*—отростокъ стѣраго вещества продолжающійся въ спинной корешокъ нерва.

Фиг. 106, 107, 108, 109. Продольные разрѣзы головного мозга въ различныхъ стадіяхъ пост-эмбриональнаго развитія стерляди. Фиг. 106—на первой недѣлѣ развитія; фиг. 107 и 108—на второй; фиг. 109—на третьей недѣлѣ развитія. *C*—полушарія мозга; *Sg*—стѣрое, *Sa*—бѣлое вещество мозга; *Vtl*—*ventriculus lateralis*. *Vt III*—*ventriculus tertius*; *Tho*—*Thalamis optici*; *VM*—*Ventriculus mesencephali*; *Pp* и *Pped*—*pars peduncularis*; *Lobif*—*lobi inferiores*; *Glpin*—*Glandula pinealis*; *Lob. O*—*Pars commissuralis metencephali*; *Ag S*—*Aqueductus Sylvii*; *Crbt* и *Cb*—нижняя стѣнка среднего мозга (*corpora bigemina*); *Cerb*—*cerebellum*; *Vt IV*—*ventriculus quartus*; *Mob*—верхняя, *Mob'*—нижняя стѣнка продолговатаго мозга; *Csp*—*canalis centralis* спинного мозга; *Mtb*—средняя перекладина черепа; *Ch*—*chorda dorsalis*; *Inf*—*Infundibulum*; *Hyp*—*Hypophysis cerebri*; *No*—мѣсто выхода *Nervi optici*. *For. Mr*—*foramen Mongroi*. Линіи обозначенныя на фиг. 108 цифрами 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119 обозначаютъ направленія поперечныхъ разрѣзовъ, нарисованныхъ на фигурахъ 112—119.

Фиг. 110. Головной мозгъ трехнедельной рыбки *in situ* *C*—полушарія; *L. O*—*Lobi optici*; *Cereb*—мозжечекъ; *Mob*—*Medula oblongata*; *Cbig*—*Corpora bigemina*; *Oc*—глазъ; *Vt IV*—*ventriculus quartus*. Сист. 4.

Фиг. 111. Горизонтальный продольный разрѣзъ черезъ трехнедельную стерлядь (передняя часть). *Msp*—спинной мозгъ; *Ok*—слуховыя капсулы; *Cver*—вертебральные (парахордальные) хрящи черепа; *Mr*—мускульныя пластинки; *Ob*—верхнія дуги позвонковъ; *Sg*—спинные корешки спинныхъ нервовъ.

Фиг. 112, 113, 113 А 114, 115, 116, 117, 118, 119. Поперечныя разрѣзы черезъ голову стерляди въ концѣ второй недѣлѣ развитія въ направленіяхъ показанныхъ линіями и обозначенныхъ

соответствующими цифрами на фиг. 108. *Gp*—Glandula pinealis; *C*—область мозга; *Kce*—скелетородный слой головы; *Ex*—эктодерма; *Olf*—обонятельная ямка; *Vt III*—ventriculus tertius; *Inf*—infundibulum; *Tk*—ухо; *Oc*—глаз; *Pot*—проперитрабазальная хрящ (trabeculae); *Ag S*—Aquaeductus Sylvii; *Obig*—corpora bigemina; *G*—головной мозг; *N<sub>3</sub>*—Nervus trigeminus; *Mad*—Musculus adductor mandibulae; *Hyp*—Hypophysis; *Vt IV*—ventriculus quartus; *Gh*—органы слуха; *Ok*—слуховая капсула; *Ch*—хорда; *D*—хребное утолщение эктодермы; *Palq*—Palato-quadratum; *M*—Musculus protractor hyomandibularis; *Tot*—tota ventriculi tertii; *Pp*—pars peduncularis; *Sc*, *Mr*—Sulcus Menegi; *Vkn*—параподальные хрящи; *Rec. lab.*—Recessus labyrinthi; *Cec*—полукружный канал; *N<sub>7</sub>*—Nervus facialis; *N<sub>8</sub>*—N. acusticus; *Mob*—продолговатый мозг. Смет. 4.

Фиг. 120. Поперечный разрез через обонятельную ямку отеряда в начале второй стадии развития. *Ex*—покровный, *Ex'*—основной слой эктодермы; *Eolf*—зачаток обонятельной ямки; *Olfk*—зачаток обонятельного хряща; *Kce*—скелетородный слой головы; *G*—мозг; смет. 8.

Фиг. 121. Горизонтальный разрез через голову отеряда вскоре после вылупления (отад. А—В). *L term*—lamina terminalis; *Vt lat*—ventriculus lateralis; *G*—передний мозг; *Ag*—Aquaeductus Sylvii; *Ppd*—pars peduncularis; *Pcm*—pars commissuralis; *Mob*—modula oblongata; *Ok*—слуховая капсула; 1, 2, 3—защелки дуги.

Фиг. 121. А—Горизонтальный разрез через мозг двукладной отеряды. *L term*—lamina terminalis; *V. late*—Ventriculus lateralis; *E. III*—ventriculus tertius; *Cp*—commissura posterior; *Thle*—tota ventriculi tertii; *Ag*—Aquaeductus Sylvii; *V. IV*—ventriculus quartus; *Ppd*—pars peduncularis; *Pcom*—pars commissuralis; *Mob*—modula oblongata.

Фиг. 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130 и 131.—Горизонтальные разрезы через отеряда в стадиях С. *Myos*—бо-

ковья мышцы; *Frh*—рамбоидальная ямка; *Sca* и *Sr*—canalis semicircularis anterior et posterior; *V* и *I*—N. trigeminus; *Pc*—pars commissuralis; *Olf*—обонятельная ямка; *C*—передний мозг; *Mesc*—средний мозг; *Ak*—орбитальные хрящи; *L*—линза; *Ag. S*—aqueductus Sylvii; *V IV*—ventriculus quartus; *Ok*—слуховая капсула; *T V III*—tela ventriculi tertii; *Aa*—утолщенные верхняя дуга передних позвонков; *Ppd*—pars peduncularis; *VII* (ф. 124)—N. facialis; *Mphm*—Musc. protractor hyomandibularis; *Hymd*—hyomandibulare; *Mop*—Musc. opercularis; *Op*—Operculum; *For*—глазная щель; *Vg*—N. vagus; *Poter* и *Pchdk*—парахордальные пластинки; *Ch*—chorda dorsalis; *Inf*—infundibulum (на фиг. 124 infundibulum по ошибке обозначена черточкой без буквы; буква *I*, которая относится к этой черточке по ошибке поставлена ниже, вследствие чего черепные нервы обозначены другими [цифрами. чѣмъ на остальныхъ фигурахъ]); *Am*—глазъ; *Mob*—medulla oblongata; 1, 2, 3—жаберная дуга; *Tr. cr*—trabeculae cranii; *Amn*—musc. adductor mandibulae; *Pg*—Palato-quadratum; *Os*—полость рта; *Kir*—предпочка; *T*—щупальцы; *Hp*—печень; *Di*—зубная утолщения; *Cor*—corulae; *Hx*—сердце; *Fla*—передняя оконечность; *Flk*—хрящ передних оконечностей.

Фиг. 132. Продольный разрезъ черезъ голову стерляди въ короткѣ послѣ выплупленія. *Ppd*—pars peduncularis; *Olf*—обонятельная ямка; *Am*—глазъ; *V*—N. trigeminus; *VII*—N. acustico-facialis.

Фиг. 133 и 134. Продольные разрезъ черезъ голову стерляди изъ стадіи *C*. *Olf*—обонятельные ямки; *C*—передний мозг; *Ppd*—pars peduncularis; *Cb*—corpora bigemina; *P. com*—pars commissuralis; *V*—N. trigeminus; *V IV*—ventriculus quartus; *Rt*—recessus labirynthi; *VII*—N. facialis; *Ok*—слуховая капсула; *Vg*—N. vagus; *Kn*—предпочки; *Kh*—жаберная полость; 1, 2, 3, 4—жаберная дуга; *Op*—operculum; *Hym*—hyomandibulare; *Mx*—меккелевъ хрящъ; *Pq*—palato-quadratum; *F*—щупальце; *Cm*—Musc. adductor mandibulae; *Am*—глазъ; *Csa*—canalis semicirc. anterior; *Csp*—canalis semicirc. posterior.

Фиг. 135 и 136. Продольные разрезы через голову старца в стадіи D. *Orbk*—орбитальный хрящ; *Olfb*—олифторный хрящ; *T*—щупальце; *A*—глаз; *L*—хрусталик; *Oh*—ухо; *Vg*—*N. vagus*; 1, 2, 3—теберный дуг; *Tr*—*N. trigeminus*; *Pg*—*plate-quarrete*; *D*, 262; *Tk*—щупальцевый хрящ; *Rst*—*ramus maxillaris n. trigemini*; *Wg*—Волфовъ каналъ; *Bart*—*Bulbus anterior*; *Kt*—желудочекъ сердца; *Atr*—предсердіе.

Фиг. 137, 138 и 139. Поперечные разрезы через голову старца в стадіи D. *Orbk* и *Orbk'*—орбитальные хрящи; *Olfb*—олифторный хрящ; *Tr cr*—*tracheobulbae crassii*; *Vstr*—*ventriculus lateralis communis*; *Am*—глаз; *Mob*—*modula oblongata*; *Ok*—слуховая капсула; *Hmd*—*hyomandibular*; *Ch*—хорда; *O*—полость рта; *Pb*—паракоралъ; *As*—*aqueductus Sylvii*; *Pp*—*pars peduncularis*; *R*—ретица; *L*—хрусталик; *T*—щупальце; *Tk*—щупальцевый хрящ; *Inf*—*infundibulum*.

Фиг. 140. Поперечный разрезъ через голову старца вкорѣ послѣ выдѣленія. *Vt III*—*ventriculus testis*; *Sipr*—*stratum pigmentosum retinae*; *Rt*—ретица; *Am*—хрусталикъ; *Nop*—*n. opticus*; *Krp*—головнымъ мозгомъ.

Фиг. 141, 142, 143 и 144. Поперечные разрезы черезъ глазъ въ различныхъ стадіяхъ развитія. *Sipr* и *Sed*—*stratum pigmentosum retinae*; *L*—хрусталикъ; *Lh*—челость хрусталика; *M*—челсть головныхъ мозговъ, лежащая впереди хрусталика; *R*—ретица; *Vf*—бесструктурная оболочка отдѣляющая поверхность ретини и хрусталика; *Amh*—подость язоричнаго глазнаго пузыря; *Nop*—*n. opticus*; *C*—зачатокъ *corneae*; *Le*—оптический хрусталикъ; *Lf*—зачатокъ волоконъ хрусталика; *Bk*—кровенныя тѣла въ сосудѣ (*Aer*), входящемъ въ глазъ черезъ глазную щель (*Asp*); *Ch*—пигментныя кѣтки *chorioidae*; *Gla* и *Co*—стекловидное тѣло; *Scl*—зачатокъ *scleroticae*; *Chor*—*chorioides*; *Nsp*—*neuroepithelium*; *Ll* и *Ld*—зачатокъ зѣны; *Sox*—кѣтки стекловиднаго тѣла (?) выходящія черезъ глазную щель; *Am*—мышцы глаза; *Cnt*—оптический *corneae*; *Lz*—зачатокъ радужины; *Poll*—*pars oiliaris retinae*; 1, 2, 3, 4, 5—слои ретини.

- Фиг. 145. Разрѣзъ черезъ ретину съ пигментнымъ слоемъ во время образованія палочкового слоя. *Strp*—stratum pigmentosum retinae; 1, 2, 3, 4, 5—слои ретины; 6—палочковый слой.
- Фиг. 146. Разрѣзъ черезъ ретину изъ стадій D. *Chor*—chorioides; *Pcitr*—pars ciliaris retinae; *Cn*—палочки; *Strpr*—stratum pigmentosum retinae; 1, 2, 3, 4, 5—слои ретины.
- Фиг. 147, 148, 149, 150. Поперечные разрѣзы черезъ голову стерляди въ различныхъ стадіяхъ развитія органа слуха. *Vt IV*—ventriculus quartus; *Mob*—medulla oblongata; *Rl*—recessus labyrinthi; *Lt*—слуховой пузырь; *Kppl*—головные пластинки; *G*—слуховой нервъ; *Scr*—sacculus rotundus; *Ch*—хорда; *Cste*—полукружный каналъ; *Lg*—улитковый каналъ; *Kpr*—утолщеніе головныхъ пластинокъ; *Ut*—utricle; *Scl*—sacculus; *Ctrg*—парахордалии; *Ok*—слуховая капсула.
- Фиг. 151. Продольный разрѣзъ черезъ лабиринтъ изъ стадій C—D. *Rl*—recessus labyrinthi; *Cmca*—canalis semicirc. anterior; *Csmpr*—canalis semicircul. posterior; *Csmh*—can. semic. horizontalis; *Ok*—слуховая капсула; *F*—шовъ, происходящій при образованіи горизонтальнаго полукружнаго канала; *Kpr*—утолщеніе головныхъ пластинокъ; *Crac*—crista acustica.
- Фиг. 152. Часть нижней стѣнки вертикальнаго полукружнаго канала съ *crista acustica* изъ той же стадіи развитія, какъ на фиг. 151 (сист. 8 Гартн.). *Crac*—crista acustica; *G*—гангліи слуховаго нерва; *Nac*—слуховой нервъ и *Eanac*—расширеніе его подлѣ *crista*; 1, 2—слои эпителиальной стѣнки *cristae*; *Ok*—слуховая капсула.
- Фиг. 153, 154 и 155. Раздѣленные вдоль пополамъ головы стерляди изъ стадій B—C (153). C—D (154) и D (155) для объясненія развитія мышцъ и висцеральныхъ дугъ. *Ok*—слуховая капсула, *Lhym* и *Lthm*—musc. levator hyomandibulare; *Oh*—лабиринтъ; *Mob*—medulla oblongata; *Pth*—protractor hyomandibulare; *Chig* и *Corb*—corpora bigemina; *Ppd*—pars peduncularis; *Cp*—commissura posterior; *C*—передній мозгъ; *Of*—обонятельная ямка; *Am*—глазъ; *Plq*—palato-quadratum; *F*—

жунальце; *Di*—зубы; *Ma*—неоднородъ хрящъ; *Hg*—идеи; *Adm*—m. adductor mandibulae; *Hymd*—hyomandibulare; 1, 2, 3, 4—жаберныя дуги; *Cmscp*—canalis semicircularis posterior; *Gl. pin*—glandula pinealis; *Cmsch* и *Cmsos*—canal. semicirc. horizontalis и anterior; *Myos*—боковыя мышцы туловища; *Mxos*—верхняя челюсть. *Mxos'*—нижняя челюсть; *Opos*—окостенѣнія на орогоушнмъ; *Fa*—хрящъ переднихъ окончатостей.

Фиг. 156. Поперечный разсѣвъ черезъ спинной мозгъ взрослой стерляди. *Crp*—заднѣя рога; *Sta*—бѣлое вещество мозга; *Cra*—переднѣя рога мозга; *Cc*—canalis centralis.

Фиг. 157. Часть того же разсѣва какъ на фиг. 156 при сист. 7 Гартн. *Cc*—canalis centralis; *Fcs*—волоки отходящія отъ зпителія центрального начала; *Gz*—гангліозныя вѣтви переднихъ роговъ; *Nf*—нервыя волокна.

Фиг. 158. Поперечный разсѣвъ черезъ позвоночникъ трехпесточной стерляди. *Lisp*—ligamentum longitudinale superius; *Cc*—canalis centralis; *Rm*—спинной мозгъ; *Obb*—верхнія дуги позвоночника; *Ch*—chorda forsalis; *Chs*—влагалище хорды; *Ub*—нижнія дуги позвоночника; *N*—почка; *Rp*—ребро; *Ao*—аорта; *Liaf*—ligamentum longitudinale inferius.

Фиг. 158 А. Влагалище хорды съ частию студенистаго вещества съ *Ch*—студенистое вещество хорды; *Esh*—эпителий хорды; *Ghl*—elastica externa; *Chs*—волокнуистая оболочка хордоваго влагалища; *Wg*—Вольфовъ каналъ.

Фиг. 159 и 160. Двѣ стадіи развитія сердца (стад. В и G). Сист. 7 Гартн. *BA*—conus arteriosus; *Vt*—ventriculus; *At*—atrium; *Eav*—эндотелиальное утолщеніе; *Ead*—эндотелій; *Mh*—мезокардіи; *Kl*—зачатокъ аТріо—вертикальнаго клапана.

Фиг. 161. Продольный разсѣвъ сердца изъ стадіи D сист. 7 Гартн. *Kl*—клапаны conus arteriosus; *Kl'*—аТріо—вентрикулярный клапанъ; *Mh*—мышечныя трабекулы; *Vth*—полость желудочка. Остальныя буквы какъ на фиг. 160.

Фиг. 173 А. Пищеварительный каналь трехмѣсячной стерляди со спинной и фиг. 172 В — съ брюшной стороны. *Oe*—oesophagus; *Hr*—печень; *Vpn*—плавательный пузырь; *Mg* и *M*—желудокъ; *Int*—средняя кишка; *Thr*—glandula thyreoidea; *App*—железистый придатокъ, соответствующій appendices pyloricae.

Фиг. 174. Поперечный разрѣзъ черезъ заднюю часть туловища стерляди изъ стадіи А—В (въ періодъ образованія сегментныхъ органовъ). *Sbs*—подтордальный стволъ; *Ao*—аорта; *Sgs*—скелетородный слой; *Wk*—зачатки сегментныхъ органовъ; *Lh*—полость тѣла; *Ao*—аорта; *V. cd*—vena cardinalis, *W g*—вервинопочечный каналъ; *D*—кишка.

Фиг. 175. Черепъ и висцеральные дуги трехнедѣльной стерляди. *Orb* и *Orb'*—орбитальные хрящи; *Trcr*—trabeculae cranii (сросшіеся на днѣ черепа; *Parch*—парахордаліи; 1, 2, 3, 4—боковые мускулы; *Ok*—слуховыя капсулы; *Hmd*—hyomandibulare; *Sp*—simplecticum; *Ih*—interhyale; *Ch*—ceratohyale; *Hh*—hypohyale; *Dpt*—зубныя пластинки небнаго хряща; *Dpg*—зубныя пластинки птеригоиднаго хряща; *Pt*—palatinum; *Pg*—pterygoideum; *Mcord*—adductor mandibulae; *Q*—quadratum; *Cp*—corulae; *hb*—hypobranchiale; 1, 2, 3, 4, 5—жаберныя дуги; *phb*—pharyngobranchiale; *Ch*—chorda dorsalis.

Фиг. 176. Плечевой поясъ и скелетъ переднихъ оконечностей трехнедѣльной стерляди. *Sg*—плечевой поясъ; *Mtp*—metapterygium; *R*—хрящевые лучи плавника.

Фиг. 177. Поперечный разрѣзъ черезъ переднюю часть туловища трехнедѣльной стерляди при началѣ перехода пластинокъ дугъ въ парахордаліи. *Rm*—спинной мозгъ; *Ch*—хорда; *Hm*—hyomandibulare; *O*—полость рта; 1, 2—жаберныя дуги; *A*—корни аорты; *Ch*—хорда; *Wb*—разрастающіяся вверхъ пластинки позвоночныхъ дугъ; *Ccd*—vena cardinalis.

Фиг. 178. Продольный разрѣзъ черезъ переднюю часть кишки и заднюю желудка въ мѣстѣ образованія поджелудочной железы. *Ngd*—питательный желтокъ; *Mg*—желудокъ; *Pcr*—поджелудочная железа; *Mst*—мезентерій, окутывающій поджелудочную же-



*Azu*; *Rwr*—задняя стѣнка кишки; *Rch*—полость задней кишки.

Фиг. 179. Продольный разрѣзъ черезъ переднюю часть трехнездъльной стерляди. *Bst*—*conus arteriosus*; *Vt*—желудочекъ сердца; *At*—предсердіе; *Int*—средняя кишка; *Hp*—печень; *Pcr*—поджелудочная железа; *Mg*—желудокъ; *Mgdr*—железы желудка; *Rc*—задняя кишка; *Spk*—спиральный клапанъ.







50.4

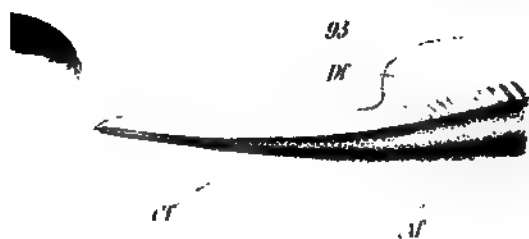
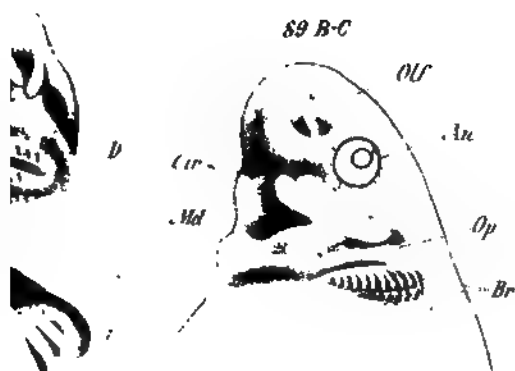
50.4



17

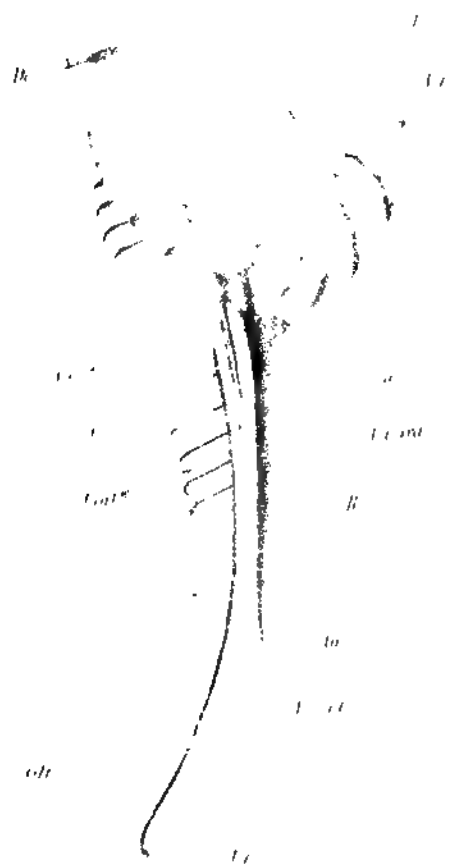
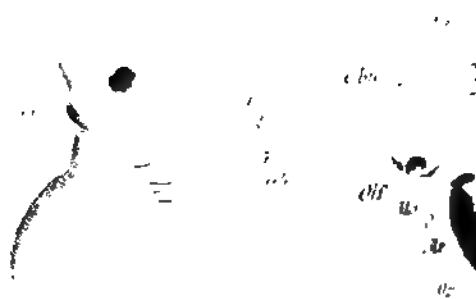
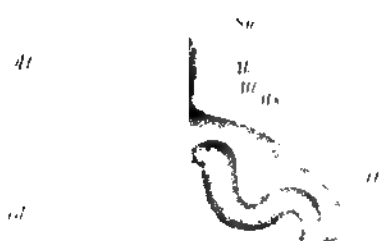
88 B.

91 D



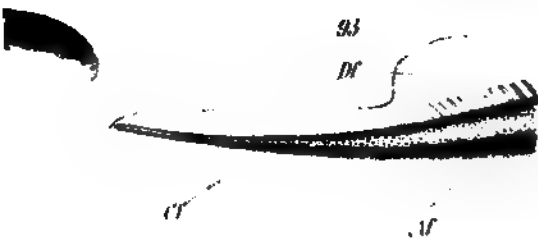
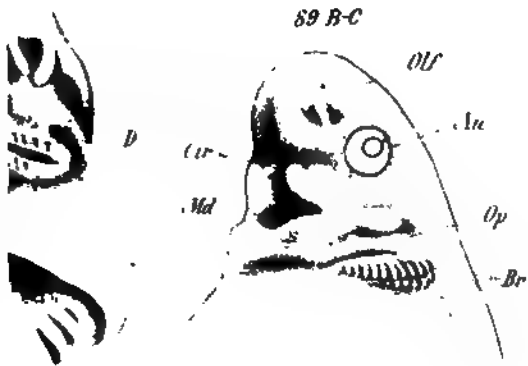
Sp. A

11



88 B

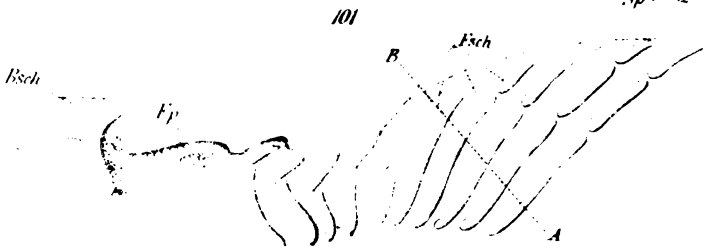
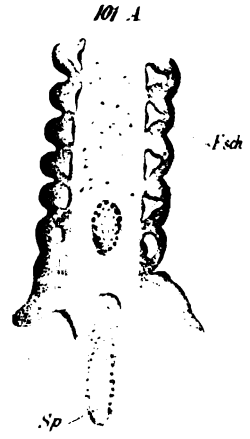
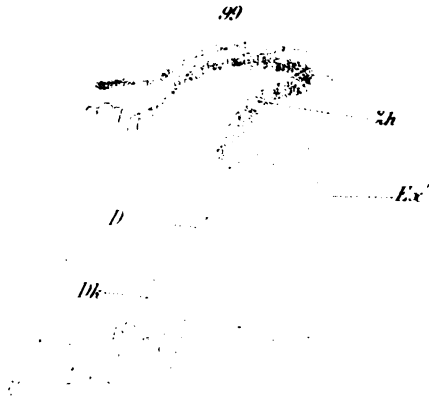
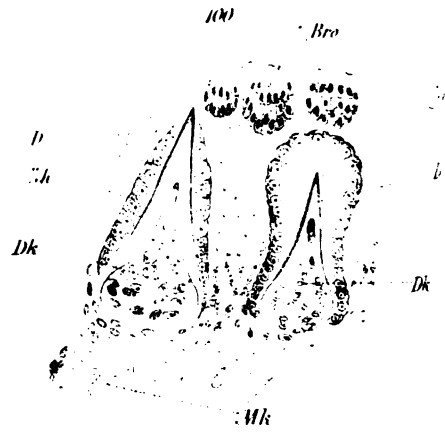
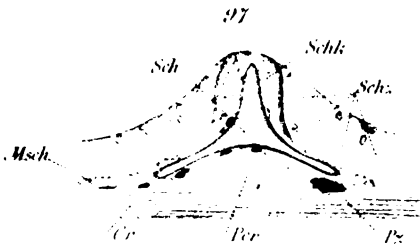
91 D











The D. ...

22



103

102



a

g

Ch

Lap

Gup-

Ob

Ch

Sg

Se

Ch

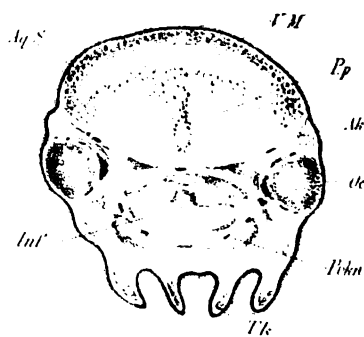
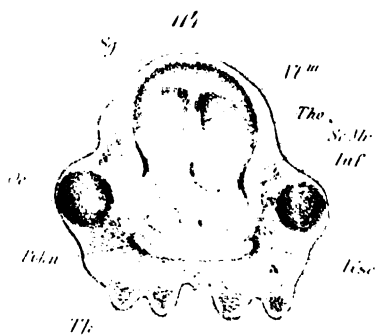
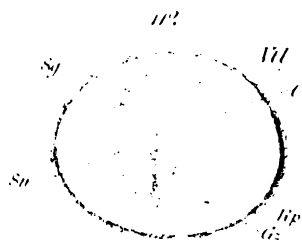
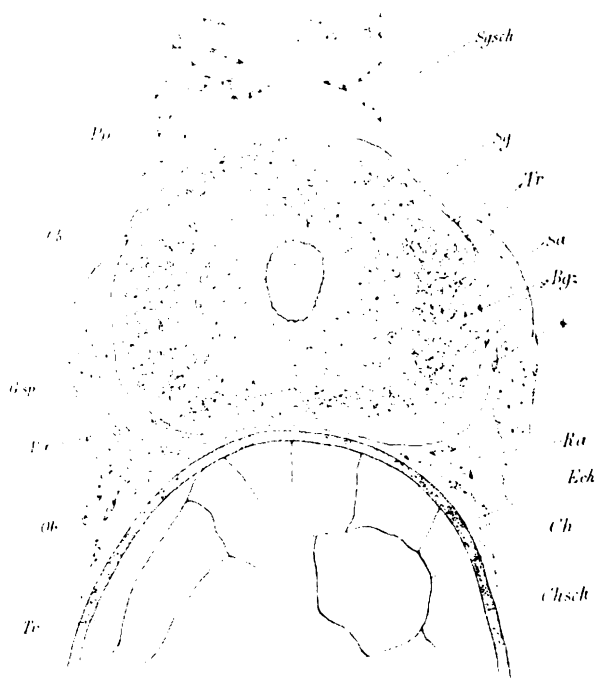
Chad

Ch

въ Лиг В Гловчевскаго въ Варшавъ





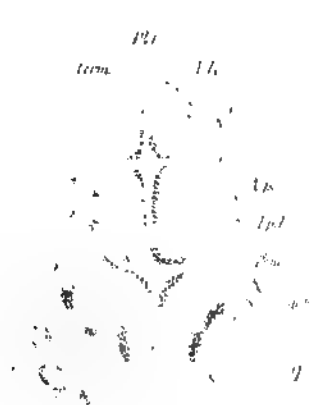
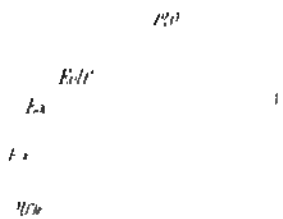
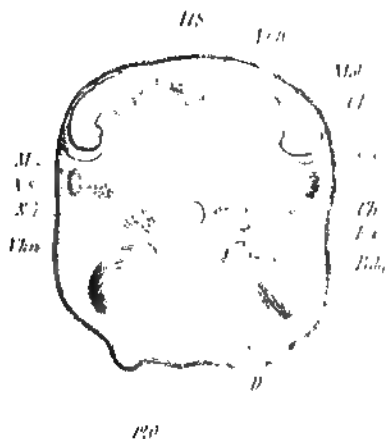
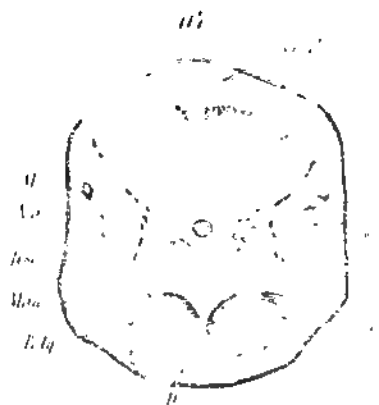












OL

L

Ap. S

P<sup>m</sup>.P<sup>c</sup>P<sup>r</sup>

OL

Foc

J

V

VIT-STL

X<sup>m</sup>

Mphm

Hymd Pote

Mop Ch

H

Mphm

Hymd

Mop







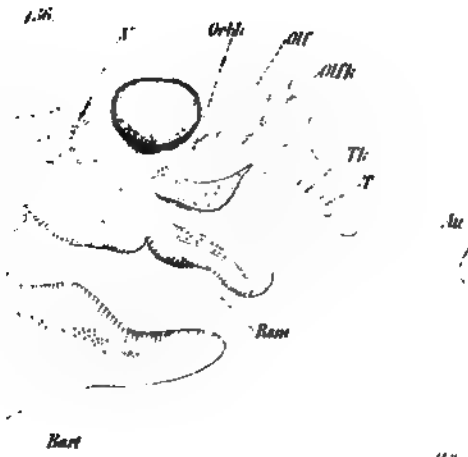
שם יחזיקו ויחזקו ויחזקו ויחזקו



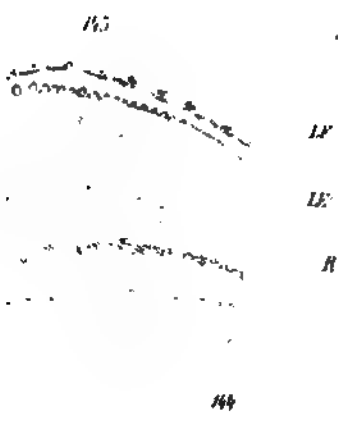








131



Cher L

Sp Lh

V

na

136

137

138

139

1

2

3

4

5

6

7

8





[illegible]

Cone

152



Cnac

153.

ALA

Ok



1  
2

Ok'

159

Ven'

Mob

4'

01'

Au

Ch

pl

160

EA

Fadt

Eno

A

K

Hm

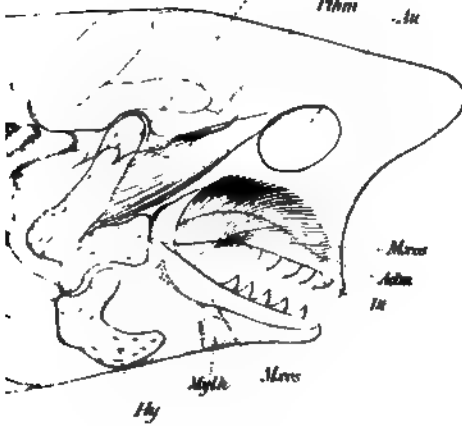
Fadt

155.

Hymd

Pbm

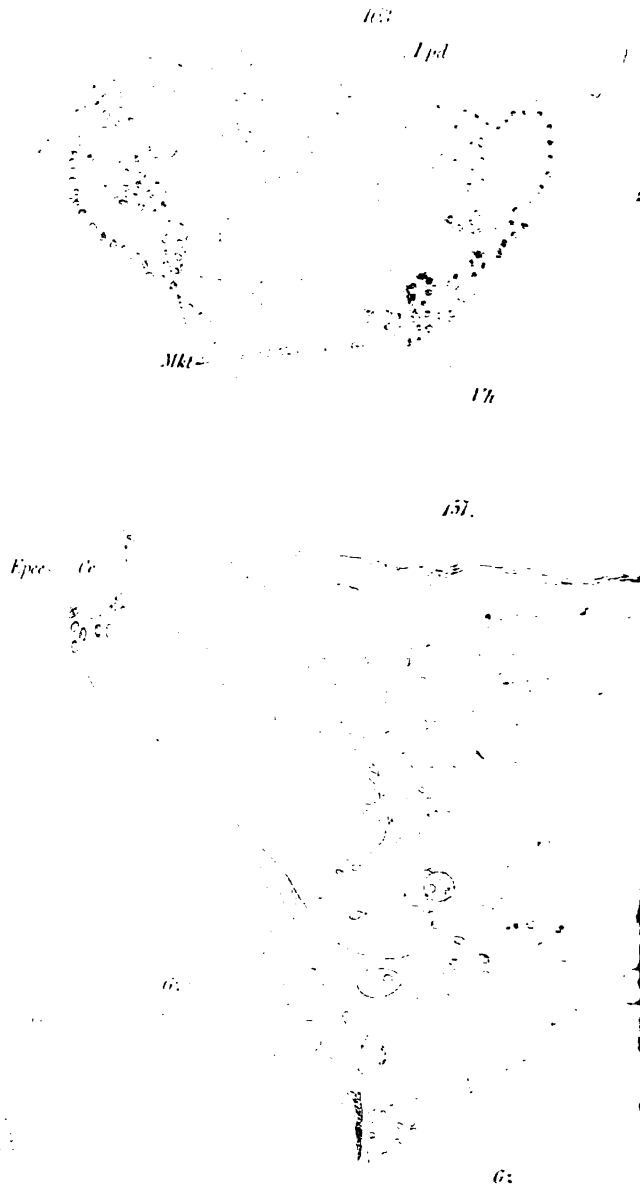
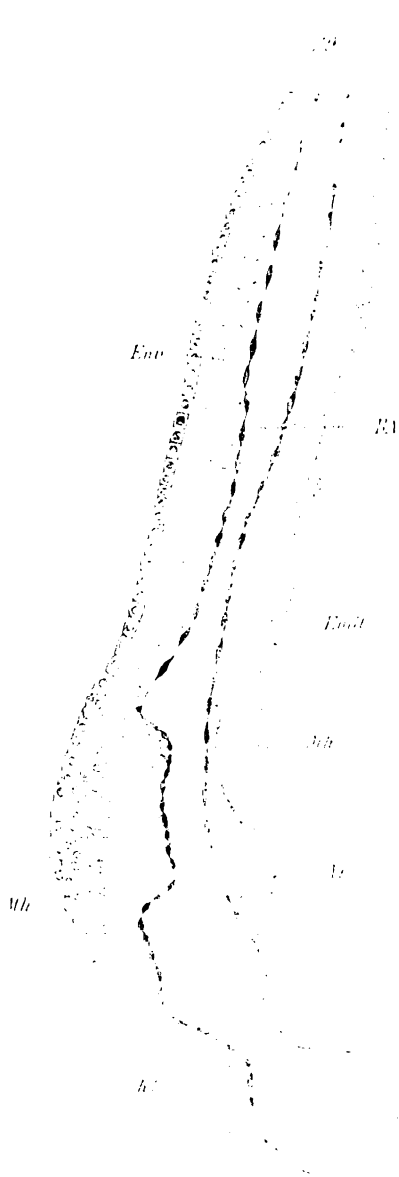
Au

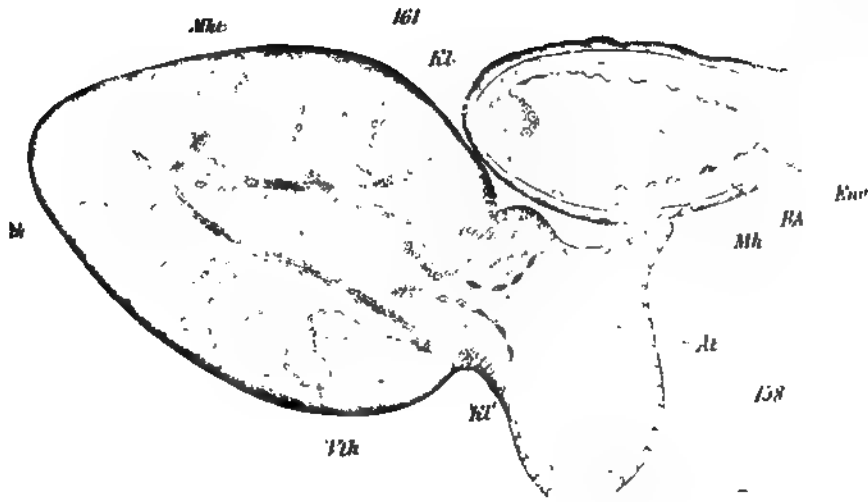












164

- St

J

Ethmk

C

M

Ent

I

2-

3

4

na

Prhm

Hmd

Conk

Mop

Comp

Glh

Ech

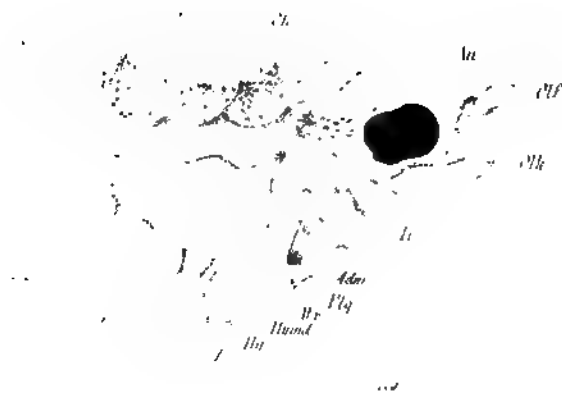
Cho

158 A

Ch







1174

11

11

11

" 4

 $\delta$ 

11

 $\mu, \delta$ 

2

1

• •

*fff*

1

 $\mathbb{R}_2$ 

1

 $\mathbb{I}_F$  $\beta_2$ 

14

110

47

1000

 $R_{\text{eff}}$ 

*Ans.*

14

Ann

11

22

124

17

7

$\mathcal{H}_1$

*I H*

and

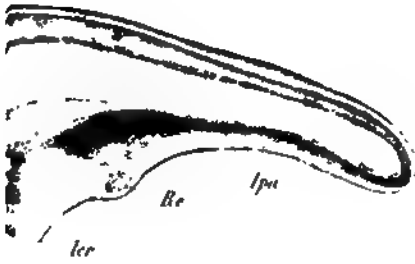
14

14

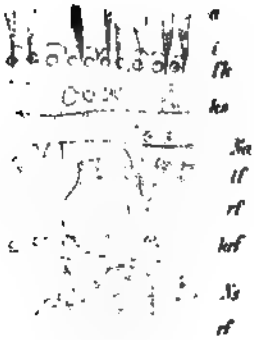
In

167

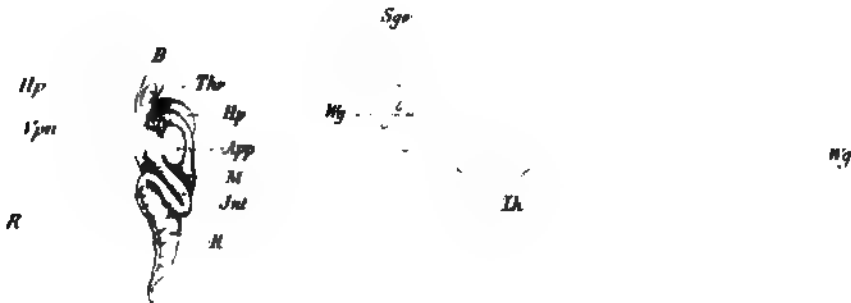
168



166



122











*Таб. VII.*

175

177

**Ngũgĩ**

2

15

ed

My

**Ind**

42.



4

— 49 —

MF

•

14

**Net**

10

179

175

Ch...

Ap

**Ar**

4



3

176



1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 51. 52. 53. 54. 55. 56. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 64. 65. 66. 67. 68. 69. 70. 71. 72. 73. 74. 75. 76. 77. 78. 79. 80. 81. 82. 83. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 90. 91. 92. 93. 94. 95. 96. 97. 98. 99. 100. 101. 102. 103. 104. 105. 106. 107. 108. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 115. 116. 117. 118. 119. 120. 121. 122. 123. 124. 125. 126. 127. 128. 129. 130. 131. 132. 133. 134. 135. 136. 137. 138. 139. 140. 141. 142. 143. 144. 145. 146. 147. 148. 149. 150. 151. 152. 153. 154. 155. 156. 157. 158. 159. 160. 161. 162. 163. 164. 165. 166. 167. 168. 169. 170. 171. 172. 173. 174. 175. 176. 177. 178. 179. 180. 181. 182. 183. 184. 185. 186. 187. 188. 189. 190. 191. 192. 193. 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 202. 203. 204. 205. 206. 207. 208. 209. 210. 211. 212. 213. 214. 215. 216. 217. 218. 219. 220. 221. 222. 223. 224. 225. 226. 227. 228. 229. 230. 231. 232. 233. 234. 235. 236. 237. 238. 239. 240. 241. 242. 243. 244. 245. 246. 247. 248. 249. 250. 251. 252. 253. 254. 255. 256. 257. 258. 259. 260. 261. 262. 263. 264. 265. 266. 267. 268. 269. 270. 271. 272. 273. 274. 275. 276. 277. 278. 279. 280. 281. 282. 283. 284. 285. 286. 287. 288. 289. 290. 291. 292. 293. 294. 295. 296. 297. 298. 299. 300. 301. 302. 303. 304. 305. 306. 307. 308. 309. 310. 311. 312. 313. 314. 315. 316. 317. 318. 319. 320. 321. 322. 323. 324. 325. 326. 327. 328. 329. 330. 331. 332. 333. 334. 335. 336. 337. 338. 339. 340. 341. 342. 343. 344. 345. 346. 347. 348. 349. 350. 351. 352. 353. 354. 355. 356. 357. 358. 359. 360. 361. 362. 363. 364. 365. 366. 367. 368. 369. 370. 371. 372. 373. 374. 375. 376. 377. 378. 379. 380. 381. 382. 383. 384. 385. 386. 387. 388. 389. 390. 391. 392. 393. 394. 395. 396. 397. 398. 399. 400. 401. 402. 403. 404. 405. 406. 407. 408. 409. 410. 411. 412. 413. 414. 415. 416. 417. 418. 419. 420. 421. 422. 423. 424. 425. 426. 427. 428. 429. 430. 431. 432. 433. 434. 435. 436. 437. 438. 439. 440. 441. 442. 443. 444. 445. 446. 447. 448. 449. 450. 451. 452. 453. 454. 455. 456. 457. 458. 459. 460. 461. 462. 463. 464. 465. 466. 467. 468. 469. 470. 471. 472. 473. 474. 475. 476. 477. 478. 479. 480. 481. 482. 483. 484. 485. 486. 487. 488. 489. 490. 491. 492. 493. 494. 495. 496. 497. 498. 499. 500. 501. 502. 503. 504. 505. 506. 507. 508. 509. 510. 511. 512. 513. 514. 515. 516. 517. 518. 519. 520. 521. 522. 523. 524. 525. 526. 527. 528. 529. 530. 531. 532. 533. 534. 535. 536. 537. 538. 539. 540. 541. 542. 543. 544. 545. 546. 547. 548. 549. 550. 551. 552. 553. 554. 555. 556. 557. 558. 559. 560. 561. 562. 563. 564. 565. 566. 567. 568. 569. 570. 571. 572. 573. 574. 575. 576. 577. 578. 579. 580. 581. 582. 583. 584. 585. 586. 587. 588. 589. 590. 591. 592. 593. 594. 595. 596. 597. 598. 599. 600. 601. 602. 603. 604. 605. 606. 607. 608. 609. 610. 611. 612. 613. 614. 615. 616. 617. 618. 619. 620. 621. 622. 623. 624. 625. 626. 627. 628. 629. 630. 631. 632. 633. 634. 635. 636. 637. 638. 639. 640. 641. 642. 643. 644. 645. 646. 647. 648. 649. 650. 651. 652. 653. 654. 655. 656. 657. 658. 659. 660. 661. 662. 663. 664. 665. 666. 667. 668. 669. 670. 671. 672. 673. 674. 675. 676. 677. 678. 679. 680. 681. 682. 683. 684. 685. 686. 687. 688. 689. 690. 691. 692. 693. 694. 695. 696. 697. 698. 699. 700. 701. 702. 703. 704. 705. 706. 707. 708. 709. 710. 711. 712. 713. 714. 715. 716. 717. 718. 719. 720. 721. 722. 723. 724. 725. 726. 727. 728. 729. 730. 731. 732. 733. 734. 735. 736. 737. 738. 739. 740. 741. 742. 743. 744. 745. 746. 747. 748. 749. 750. 751. 752. 753. 754. 755. 756. 757. 758. 759. 760. 761. 762. 763. 764. 765. 766. 767. 768. 769. 770. 771. 772. 773. 774. 775. 776. 777. 778. 779. 780. 781. 782. 783. 784. 785. 786. 787. 788. 789. 790. 791. 792. 793. 794. 795. 796. 797. 798. 799. 800. 801. 802. 803. 804. 805. 806. 807. 808. 809. 810. 811. 812. 813. 814. 815. 816. 817. 818. 819. 820. 821. 822. 823. 824. 825. 826. 827. 828. 829. 830. 831. 832. 833. 834. 835. 836. 837. 838. 839. 840. 84















